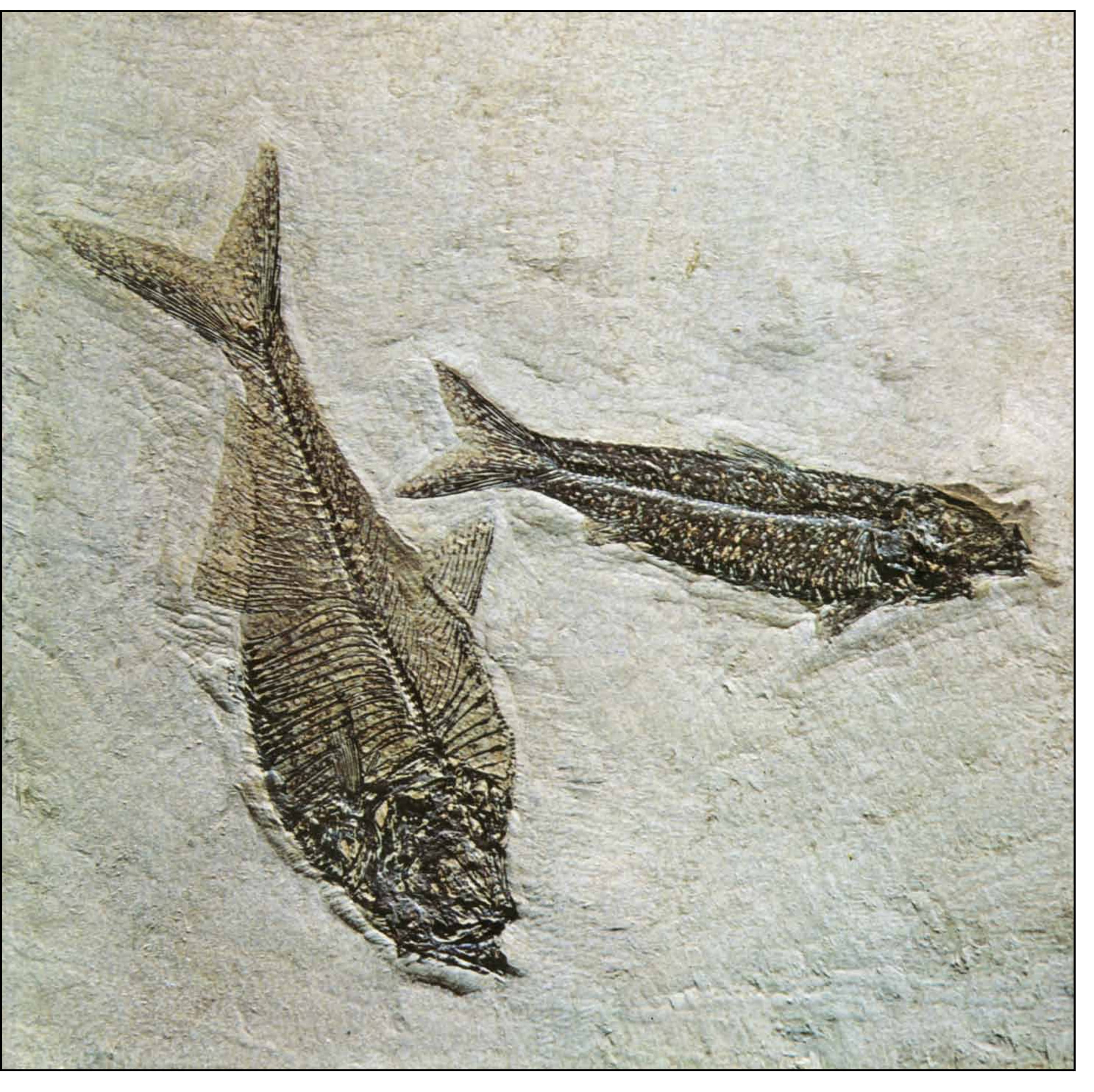
INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN



EVOLUCIÓN

Noviembre 1978

240 Ptas.

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

Número 26
Noviembre 1978

INVESTIGACION Y
CIENCIA
Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN

EDITA Prensa Científica, S.A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (ESPAÑA)

Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

José Cuello: *La evolución;* Montserrat Aguadé: *Mecanismos de la evolución;* Monique Robert: *La evolución química y el origen de la vida;* Griselda Ribó: *La evolución de las células primitivas;* Adrián Casinos: *La evolución de las plantas y los animales pluricelulares;* Joandomènec Ros: *La evolución de los sistemas ecológicos* y *La evolución del comportamiento;* José Egozcue: *La evolución de la espècie humana;* José Luis Mensua: *La adaptación;* Luis Bou: *Juegos matemáticos;* José E. Myro y Alicia Menéndez: *Taller y laboratorio.*

Hace...
J.M. López Piñero

Ciencia y Sociedad:
Emiliano Aguirre

Libros:
José M.ª Vidal, José Cuello
y Fernando Pablos



LA PORTADA

La fotografía de la portada resume el tema del presente número monográfico de INVESTIGACION Y CIENCIA: la evolución. Muestra dos peces fosilizados del Eoceno; se trata de dos ejemplares pertenecientes a la familia de los clupeidos, grupo de peces que se desarrolló probablemente en las postrimerías del Mesozoico. Los primeros vertebrados en aparecer, en el Paleozoico temprano, eran antecesores de estos peces y de todos los demás. El más pequeño de los dos fósiles, que se encuadra en el género *Knightia*, mide unos trece centímetros. El mayor pertenece al género *Diplomystus*. Habitaban en uno de los grandes lagos que cubrían lo que hoy es Wyoming, hace unos 50 millones de años. Se hallaron en estratos de la formación del Green River, en Fossil Butte (Wyoming), antes de que este rico yacimiento fosilífero pasara a depender de la administración federal. Este espécimen, que formaba parte de la colección de minerales del filántropo y naturalista Boyce Thomson, fue donado al American Museum of Natural History. Se guarda en el Departamento de Paleontología de Vertebrados de dicho museo, y se ha podido fotografiar por cortesía de Bobb Schaeffer.

Suscripciones:
Prensa Científica, S.A.
Departamento de suscripciones
Calabria 235-239
Barcelona-29 (España)
Teléfono 322 05 51 ext. 41

Distribución para España:
Distribuciones de Enlace, S.A.
Ausias March, 49
Barcelona-10 (España)

Distribución para los restantes países:
Editorial Labor, S.A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (España)

Precio de venta de este número:
España: 200 pesetas
Extranjero 2,90 U.S.$

Condiciones de suscripción:
España:
Un año (12 números): 1870 pesetas
Extranjero:
Un año (12 números): 30 U.S.$

Ejemplar atrasado ordinario:
190 pesetas

Ejemplar atrasado extraordinario:
270 pesetas

Difusión controlada por **OJD**

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Fotografía de la portada de Fritz Goro

Página	Fuente
6	John Moss, Black Star, George Darwin
8	James Young, New York Academy of Sciences
9	Down House
12-13	The Bettmann Archive Inc.
14-15	Gabor Kiss
19	Enid Kotschnig
20-23	George V. Kelvin
24	Francisco J. Ayala
25-30	George V. Kelvin
35-46	Allen Beechel
47	A. I. Oparin *(arriba)*, Sidney W. Fox *(abajo)*
48-51	Allen Beechel
58-60	J. William Schopf
61	Bunji Tagawa
62-67	Dan Todd
68-69	J. William Schopf
70	Dan Todd
72-73	Bunji Tagawa
74	Dan Todd
76-78	Patricia J. Wynne
79	S. Conway Morris *(arriba)*, Fritz Goro *(abajo)*

Página	Fuente
80	Fritz Goro
81-88	Patricia J. Wynne
91-102	Antonio Prevosti y A. Sellés
104-106	Tom Prentiss
107-108	Gabor Kiss
109-110	Tom Prentiss
111	Tom Prentiss y Gabor Kiss
112	Gabor Kiss
113	Tom Prentiss
114	Gabor Kiss
117	Alan D. Iselin
118-125	Adolph E. Brotman
129	Tom Prentiss y Gabor Kiss
130-131	Tom Prentiss
132-133	Gabor Kiss
134-136	Tom Prentiss
138	J. A. Bishop y Laurence M. Cook
140-148	Bunji Tagawa
157-158	Fritz Goro
159-161	Michael Goodman
151	Ilil Arbel
152	George Andrews
154	Ilil Arbel
157-158	Fritz Goro
159-161	Michael Goodman

Dep. legal: B. 38.999-76
Fotocomposición: Tecfa
Guipúzcoa, 36 (local 1) Barcelona-20
Cayfosa. Santa Perpetua de Moguda
Barcelona.
Printed in Spain - Impreso en España

Los autores

ERNST MAYR ("La evolución") es profesor emérito de zoología en la Universidad de Harvard desde 1975. De origen alemán, estudió en la Universidad de Berlín en donde se doctoró en zoología en 1926; después de permanecer en aquella universidad durante seis años como conservador ayudante del museo de zoología, marchó a los Estados Unidos para desempeñar el cargo de conservador adjunto de la Whitney-Rothschild Collection del American Museum of Natural History, de Nueva York. En 1953 pasó a la Facultad de Harvard, y allí dirigió el Museo de dicho centro desde 1961 hasta 1970.

FRANCISCO J. AYALA ("Mecanismos de la evolución") es profesor de genética de la Universidad de California en Davis y director del Instituto de Ecología del mismo centro. Nacido y educado en Madrid, llegó a los Estados Unidos en 1961 para estudiar genética y evolución con Theodosius Dobzhansky en la Universidad de Columbia, doctorándose en 1964. Tras trabajar en la Universidad Rockefeller, se trasladó a Davis en 1971. Su carrera científica se ha centrado en la aplicación de la biología molecular al estudio de la evolución, sobre todo en lo que hace referencia a medidas de la variabilidad genética en poblaciones naturales, a las tasas evolutivas y a la magnitud de los cambios genéticos implicados en la formación de nuevas especies. Entre sus intereses profesionales cabe incluir la ecología de poblaciones y aspectos filosóficos y éticos relacionados con la biología.

RICHARD E. DICKERSON ("La evolución química y el origen de la vida") es profesor de química en el Instituto de Tecnología de California. Recibió el grado de B.A. en el Instituto de Tecnología de Carnegie y se doctoró en fisicoquímica por la Universidad de Cambridge, donde trabajó con J.C. Kendrew sobre el primer análisis mediante rayos X de alta resolución de la estructura de una proteína cristalina (la mioglobina de cachalote), pasó cuatro años en la facultad de la Universidad de Illinois, trasladándose al Instituto de Tecnología de California en 1963. Junto con un grupo de colaboradores, Dickerson ha resuelto las estructuras del enzima digestivo tripsina y el citocromo *c* en el caballo, el atún y en dos bacterias diferentes; actualmente su grupo está trabajando en la estructura del complejo represor-operador del operón *lac*.

J. WILLIAM SCHOPF ("La evolución de las células primitivas") enseña paleobiología en la Universidad de California en Los Angeles. Estudió en el Oberlin College, doctorándose en biología por la Universidad de Harvard en 1968, de donde pasó a la de California (UCLA). Schopf ha realizado trabajos de campo sobre fósiles primitivos en ambos hemisferios americanos, Australia, India, la Unión Soviética y China continental.

JAMES W. VALENTINE ("La evolución de las plantas y los animales pluricelulares") es profesor de ciencias geológicas en la Universidad de California en Santa Bárbara. Ha pasado la mayor parte de su vida profesional en la Universidad de California, primero doctorándose en geología por Los Angeles (1958) y luego enseñando en Davis y Santa Bárbara. Sus primeras investigaciones versaron sobre los tipos de asociación y distribución de los moluscos marinos fósiles; con el auge de la tectónica de placas empezó a interesarse por las relaciones entre la evolución y la historia dinámica de la tierra.

ANTONIO PREVOSTI PELEGRIN ("Polimorfismo cromosómico y evolución") es profesor de genética en la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona, desde 1963. Realizó sus estudios de licenciatura y doctorado en dicho centro superior, trabajando en antropología física. Obtuvo el grado de doctor en 1948. Pasó al año siguiente a la Universidad de Roma para profundizar en estadística. Su especialización en el campo de la genética se inició en 1950 en la Universidad de Pavía. En el bienio 1953-54 se trasladó al Instituto de Genética Animal de la Universidad de Edimburgo. Desde 1951 hasta 1963 fue, sucesivamente, colaborador científico e investigador del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Es Académico de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. Sus principales trabajos versan sobre genética de caracteres cuantitativos en *Drosophila* y el polimorfismo cromosómico de *D. subobscura*.

ROBERT M. MAY ("La evolución de los sistemas ecológicos") enseña zoología en la Universidad de Princeton y preside el University Research Board. Nació y se educó en Australia y obtuvo su grado doctoral en física teórica por la Universidad de Sydney en 1960. Después de dos años como Gordon Mackay Lecturer en la división de ingeniería y de matemática aplicada en la Universidad de Harvard volvió a Sydney como "senior lecturer" (y posteriormente profesor) de física teórica. En 1971-72, durante un año sabático en la Universidad de Oxford y en el Institute for Advanced Study en Princeton, una serie de acontecimientos hizo que su interés se dirigiera hacia la organización de las comunidades vegetales y animales, y se trasladó a Princeton como profesor de biología en 1973.

JOHN MAYNARD SMITH ("La evolución del comportamiento") es profesor de biología en la Universidad de Sussex. Estudió inicialmente ingeniería en la Universidad de Cambridge y durante la Segunda Guerra Mundial trabajó como ingeniero aeronáutico. Después de la guerra realizó estudios académicos en College de Londres, bajo la dirección de J. B. S. Haldane, y obtuvo su grado de doctor en 1950. Durante los 15 años siguientes fue "lecturer" de zoología en el University College, trasladándose en 1965 a la nueva Universidad de Sussex, donde fundó la School of Biological Sciences. Los campos de investigación de Smith en la actualidad incluyen la evolución del comportamiento y de la reproducción sexual.

SHERWOOD L. WASHBURN ("Evolución de la especie humana") es profesor de antropología física en la Universidad de California en Berkeley. Se graduó en la Universidad de Harvard, obteniendo su doctorado en 1940. A continuación, fue profesor de anatomía humana en el College of Physicians and Surgeons de la Universidad de Columbia, trasladándose a la Universidad de Chicago en 1947. Allí mismo, empezó a simultanear sus estudios de laboratorio sobre la evolución humana con observaciones de campo, investigando a los primates en su hábitat natural, nuevo método que pronto adquirió gran popularidad. En 1958 se trasladó a la Universidad de California en Berkeley.

RICHARD C. LEWONTIN ("La adaptación") es Alexander Agassiz Professor de zoología en la Universidad de Harvard y profesor de ciencias de la población en la School of Public Health de Harvard. Se educó en Harvard y en la Universidad de Columbia, donde obtuvo su doctorado en zoología en 1954. Después de permanecer en el Colegio Universitario Estatal de Carolina del Norte, en la Universidad de Rochester, en la Universidad de Chicago (en donde fue Vice-Decano de la Sección de Ciencias Biológicas) y en la Universidad de Siracusa, ingresó en la Facultad de Harvard en 1973.

Hace...

... cuatrocientos años

Apareció en Burgos el *Tractado de las drogas y medicinas de las Indias Orientales* (1578) de Cristobal Acosta, uno de los títulos fundamentales de la incorporación a Europa de la materia médica oriental. Su autor, nacido en las islas de Cabo Verde en el seno de una familia judeoconversa, era un médico que había viajado durante largos años por Asia Oriental. En la India, había conocido al gran naturalista portugués García de Horta, cuyos méritos reconoce ampliamente. Su obra comienza con la canela, la pimienta blanca y negra, el clavo y la nuez moscada, y termina con el opio, al que dedica un extenso capítulo que incluye un excelente estudio de la toxicomanía. En total, estudia 69 plantas medicinales y drogas, de casi todas las cuales ofrece una amplia sinonimia en los idiomas peninsulares (castellano, portugués, catalán y vasco), en los más importantes de la Europa Occidental y en varias lenguas del Lejano y del Próximo Oriente. Las descripciones son muy minuciosas, lo mismo que las figuras, "dibujadas al vivo", que fueron las primeras publicadas en Europa sobre plantas del Asia Oriental. Se ocupa también de los lugares de procedencia de cada planta o droga, de su recolección y conservación, así como de sus posibles adulteraciones. El libro alcanzó gran difusión a través de su traducción al latín, al francés y al italiano.

... trescientos años

Juan Caramuel publicó en Madrid su *Architectura civil recta, y obliqua* (1678). Autor de una abundantísima producción escrita que abarca los temas más diversos, Caramuel debe principalmente su relieve histórico a su obra científica, que fue un temprano puente de comunicación entre las corrientes modernas y el ambiente español en lo tocante a cuestiones matemáticas, astronómicas y físicas.

La parte más valiosa de dicha obra corresponde a las matemáticas, disciplina en la que realizó aportaciones originales de interés, relativas sobre todo a los sistemas de numeración, los logaritmos, la combinatoria y el cálculo de probabilidades. Su esfuerzo fundamental en este terreno fue un ambicioso *Cursus Mathematicus* en cuatro partes, que apareció en latín por vez primera en 1667-68. La *Architectura civil* es una versión castellana de la tercera parte, consagrada a la arquitectura y a la técnica de la construcción. Resulta muy significativo que la dedicara al príncipe Juan José de Austria, la figura de mayor importancia entre los políticos y los nobles de estos años que, con una mentalidad "preilustrada", apoyaron el proceso de renovación científica. La edición independiente y en lengua vulgar de esta parte del tratado de Caramuel hay que considerarla un hito significativo de la tendencia que superó la distancia tradicional entre saberes científicos y problemas prácticos, convirtiendo la técnica en "ciencia aplicada".

... doscientos años

Juan José Elhuyar y Lubice marchó a Freiburg a estudiar metalurgia y a completar su formación geológica junto a Abraham Werner. Había cursado ya química en París y, tres años después, trabajó en Upsala con Tobern Olaf Bergman.

Al terminar sus estudios en el extranjero, Juan José Elhuyar realizó investigaciones en Vergara en torno al ácido tungsténico. Ayudado por su hermano Fausto, logró en 1782 aislar el wolframio o tungsteno, calentando dicho ácido "en un crisol de Zamora, guarnecido con carbonilla y bien tapado, a un fuego fuerte en el cual estuvo hora y media". En el residuo, apareció un botón gris y, "examinándolo con una lente, se veía un conjunto de globos metálicos entre los cuales había algunos del tamaño de un alfiler".

A partir de 1786, Juan José Elhuyar trabajó como técnico en las minas de Nueva Granada, sin que su trayectoria científica llegará a la gran altura de su hermano Fausto.

... cien años

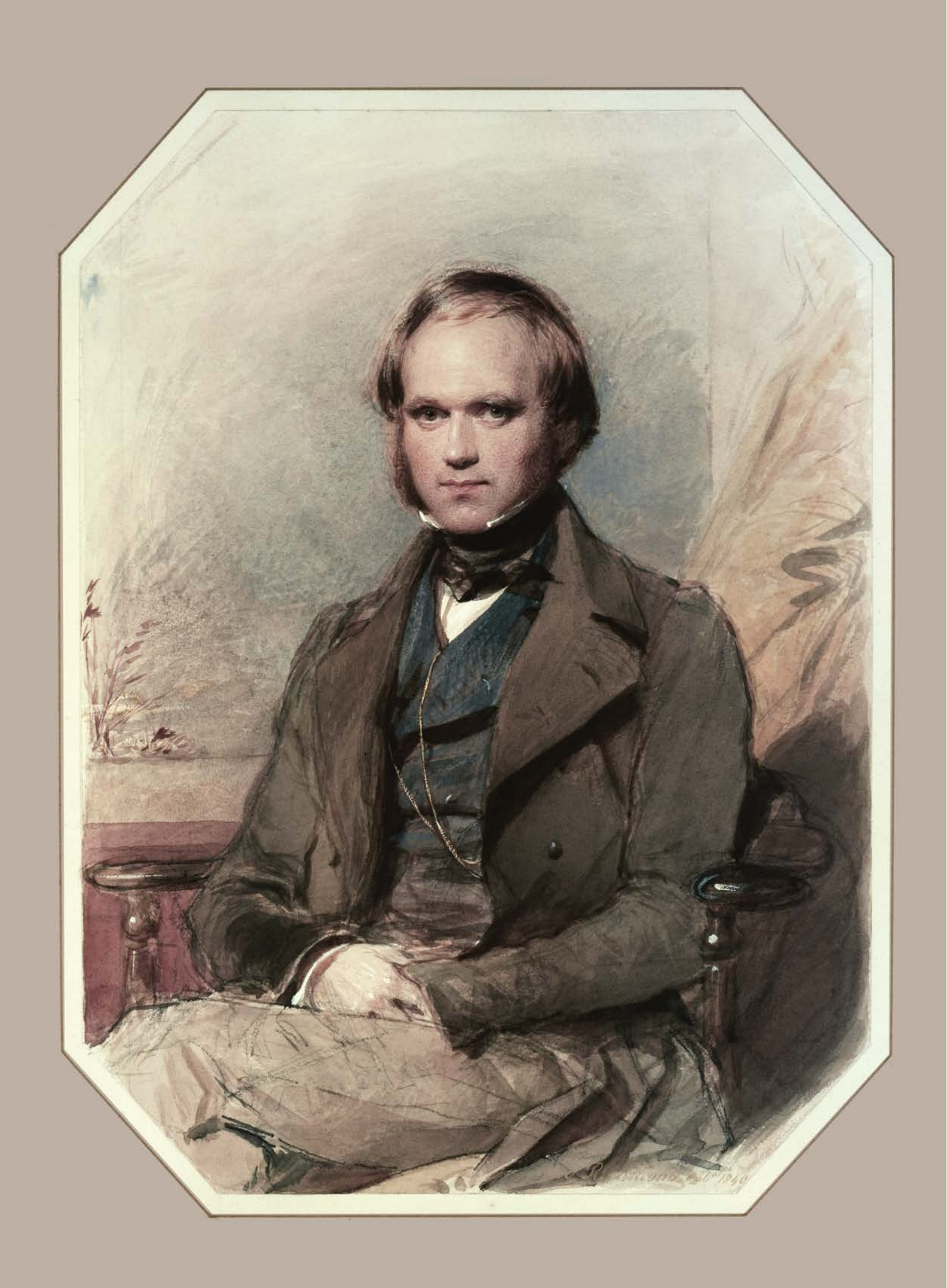
José Eugenio Olavide dio, en el Hospital de San Juan de Dios de Madrid, un curso sobre "Las enfermedades cutáneas producidas por vegetales parásitos", que condujo a la publicación de un libro sobre el tema el mismo año 1878. Formado en la escuela francesa encabezada por Cazenave, Devergie y Bazin, Olavide fue el principal iniciador de la moderna especialidad dermatológica en España. Aparte de un excelente observador clínico, desde 1859, fue un entusiasta cultivador de los estudios histopatológicos y parasitológicos, cuyos resultados recogió, entre otros, en el curso y el libro citado. Más tarde, desde comienzos de la década de los setenta, realizó también indagaciones microbiológicas. Gracias a su iniciativa, el Hospital de San Juan de Dios contó con uno de los primeros laboratorios histopatológicos y microbiológicos que funcionaron en una institución asistencial española.

... cincuenta años

Falleció José Rodríguez Carracido, figura fundamental de la introducción en España de la moderna bioquímica. Durante el primer cuarto del presente siglo, ocupó en la Universidad de Madrid la cátedra de esta disciplina, cuyo primer titular había sido Laureano Calderón Arana. Carracido publicó casi doscientos trabajos científicos, entre los que cabe destacar un *Tratado de Química Biológica* (1903), primero sobre el tema escrito en nuestro país, cuyas tres ediciones alcanzaron una gran difusión en todo el mundo de habla castellana. No hizo aportaciones originales, pero asimiló con lucidez el extraordinario desarrollo que una amplia parcela de la química experimentó en su tiempo y supo exponerlo de forma rigurosa y al día. Estuvo influido, sobre todo, por Svante Arrhenius y su teoría de la disociación electrolítica, así como por la obra sobre "química fisiológica" de Max Verwon.

Por otra parte, Carracido contribuyó notablemente a la institucionalización profesional del cultivo de la ciencia en nuestro país, a su comunicación con el extranjero y a la divulgación de los conocimientos científicos.

Iniciamos esta nueva sección en la que se informará sobre hechos, descubrimientos, efemérides, publicaciones y progresos relativos a la historia de la ciencia y la tecnología en España e Hispanoamérica. La sección está a cargo del profesor J. M. López Piñero, catedrático de Historia de la Medicina en la Universidad de Valencia, director del Instituto de Historia de la Ciencia de dicho centro superior, autor de múltiples libros sobre el tema y discípulo de Pedro Laín Entralgo y Erwin H. Ackerknecht, título este último por el que prefiere distinguirse.



La evolución

Introducción general a este número extraordinario, dedicado a la historia de la vida sobre la tierra a la luz de la teoría "sintética" de la evolución a través de la selección natural

Ernst Mayr

El cambio que más influyó sobre la visión que el hombre tenía del mundo, de la naturaleza viviente y de sí mismo, se produjo con la introducción, que duró unos 100 años y se inició en el siglo XVIII, de la propia idea de cambio, de cambios a lo largo de extensos períodos de tiempo, en una palabra, de la evolución. La visión que el hombre tiene del mundo hoy día está dominada por la certeza de que el universo, las estrellas, la tierra y todos los seres vivos han evolucionado a través de una larga historia que no estuvo ordenada de antemano ni programada, una historia de un cambio gradual y continuo, moldeada por procesos naturales más o menos direccionales, que concuerdan con las leyes de la física. La evolución cósmica y la evolución biológica tienen todo esto en común.

Sin embargo, la evolución biológica presenta diferencias fundamentales con respecto a la evolución cósmica en numerosos aspectos. Así, la evolución biológica es más compleja que la cósmica, y los sistemas vivientes, que son los productos de la primera, mucho más complejos que cualquier sistema no vivo; otras diferencias irán quedando de manifiesto a lo largo de este artículo. Este número de *Investigación y Ciencia* trata del origen, la historia y las interrelaciones de los sistemas vivientes, tal como se presentan a la luz de la teoría general de la vida, comúnmente aceptada: la teoría de la evolución por medio de la selección natural, propuesta hace más de 100 años por Charles Darwin y posteriormente modificada y explicada por la ciencia de la genética, y que sigue siendo en la actualidad el principio organizador de la biología.

Los mitos de los pueblos primitivos y de la mayoría de las religiones acerca de la creación tenían en común un concepto esencialmente estático de un mundo que, una vez creado, no había cambiado, y que además no llevaba mucho tiempo de existencia. El cálculo del obispo Ussher en el siglo XVII, según el cual el mundo había sido creado en el año 4004 a.C., es digno de mención aunque sólo sea por su equivocada precisión, en una época en que la duración de la historia estaba todavía limitada por el alcance reducido de los testimonios escritos y de la propia tradición. Fueron los naturalistas y filósofos de la Ilustración en el siglo XVIII, y los geólogos y biólogos del siglo XIX, quienes tuvieron que empezar a extender la dimensión temporal del mundo. En 1749 el conde Buffon, naturalista francés, fue el primero en emprender el cálculo de la edad de la tierra. Estimó que tenía 70.000 años por lo menos (y sugirió, en sus notas no publicadas, una edad de hasta unos 500.000 años). Immanuel Kant fue mucho más lejos en su *Cosmogonía* (1775), en la que hablaba de millones e incluso de centenares de millones de años. Está claro que, tanto Buffon como Kant, concebían un universo físico que había evolucionado.

"Evolución" implica cambio con continuidad, normalmente con un componente direccional. La evolución biológica se define mejor como cambio en la diversidad y adaptación de las poblaciones de organismos. La primera teoría coherente de la evolución la propuso, en 1809, el naturalista y filósofo francés Jean Baptiste de Lamarck, quien centró su atención en el proceso de cambio a lo largo del tiempo, es decir, en lo que le parecía una progresión de la naturaleza desde los organismos visibles más pequeños hasta los animales y plantas más complejos y casi perfectos, y, por tanto, hasta el hombre.

Para explicar el curso particular de la evolución, Lamarck invocó cuatro principios: la existencia en los organismos de un impulso interno hacia la perfección; la capacidad de los organismos para adaptarse a las "circunstancias", es decir, al ambiente; el hecho frecuente de la generación espontánea; y la herencia de los caracteres o rasgos adquiridos. La creencia de que los caracteres adquiridos son hereditarios, error por el que principalmente se recuerda a Lamarck, no la introdujo él. Se trataba de una creencia universal en su época, firmemente arraigada en la cultura popular (expresión de la cual es, por ejemplo, la historia bíblica de Jacob y la división del ganado rayado y moteado). La creencia continuó persistiendo. Darwin, por ejemplo, asumió que el uso o desuso de una estructura por parte de una generación podía reflejarse en la generación siguiente, lo mismo que pensaron numerosos evolucionistas hasta finales de siglo, en que el biólogo alemán August Weismann demostró la imposibilidad, o por lo menos la improbabilidad, de la herencia de los caracteres adquiridos. Las suposiciones de Lamarck acerca de la tendencia a la perfección y sobre la frecuente generación espontánea, tampoco se vieron confirmadas, pero tenía razón al reconocer que buena parte de la evolución es, tal como se le llama ahora, adaptativa. Además, Lamarck entendía que sólo era posible explicar la gran diversidad de organismos vivientes si se aceptaba el postulado de que la tierra tenía una gran antigüedad, y que la evolución era un proceso gradual.

El principal interés de Lamarck lo constituía la evolución en su dimensión temporal: la evolución vertical, por así decirlo. Darwin, por el contrario, estuvo inicialmente intrigado por el problema del origen de la diversidad, y más específicamente por el origen de la especie a través de la diversificación en una dimensión geográfica, esto es, por la evolución horizontal. Como es bien sabido, ese interés por la diversificación y la especiación despertó durante su viaje alrededor del mundo, de cinco años de duración, como

CHARLES DARWIN tenía 31 años de edad y ya había publicado su diario del viaje alrededor del mundo en el H.M.S. *Beagle* cuando posó, en 1840, para el retrato a acuarela de George Richmond, reproducido en la página anterior. Para entonces, a juzgar por sus cuadernos de notas, Darwin había ya perfilado las características principales de su teoría de la evolución a través de la selección natural. Hacía poco que se había casado, vivía en Londres y estaba escribiendo una monografía sobre los arrecifes coralinos, volviendo de vez en cuando a sus apuntes sobre las especies que habían de culminar en 1859 con *El origen de las especies*.

naturalista a bordo del H.M.S. *Beagle.* Así, en las islas Galápagos vio que cada isla tenía su propia forma de tortuga, de cerción y de pinzón. Las diversas formas, aunque estaban muy estrechamente relacionadas, eran completamente distintas. Al sopesar sus observaciones, de retorno ya en Inglaterra, Darwin llegó a la conclusión de que la población de cada isla constituía una especie incipiente y, con ello, a la idea de "transmutación" o evolución de las especies. En 1838, concibió el mecanismo que podría explicar la evolución: la selección natural. Después de muchos años de observación y experimentación, con amplios conocimientos de geología, zoología y otras materias, adquiridos tras muchas horas de lectura, Darwin anunció, en 1858, un esbozo de su teoría sobre la evolución a través de la selección natural, en una comunicación presentada a la Linnean Society de Londres. Alfred Russel Wallace, un joven naturalista inglés que se hallaba realizando trabajos de campo en las Indias Orientales, había llegado, a su vez, a la idea de selección natural, y había plasmado sus ideas en un manuscrito que envió por correo a Darwin; su comunicación se leyó en la misma sesión que el informe de Darwin.

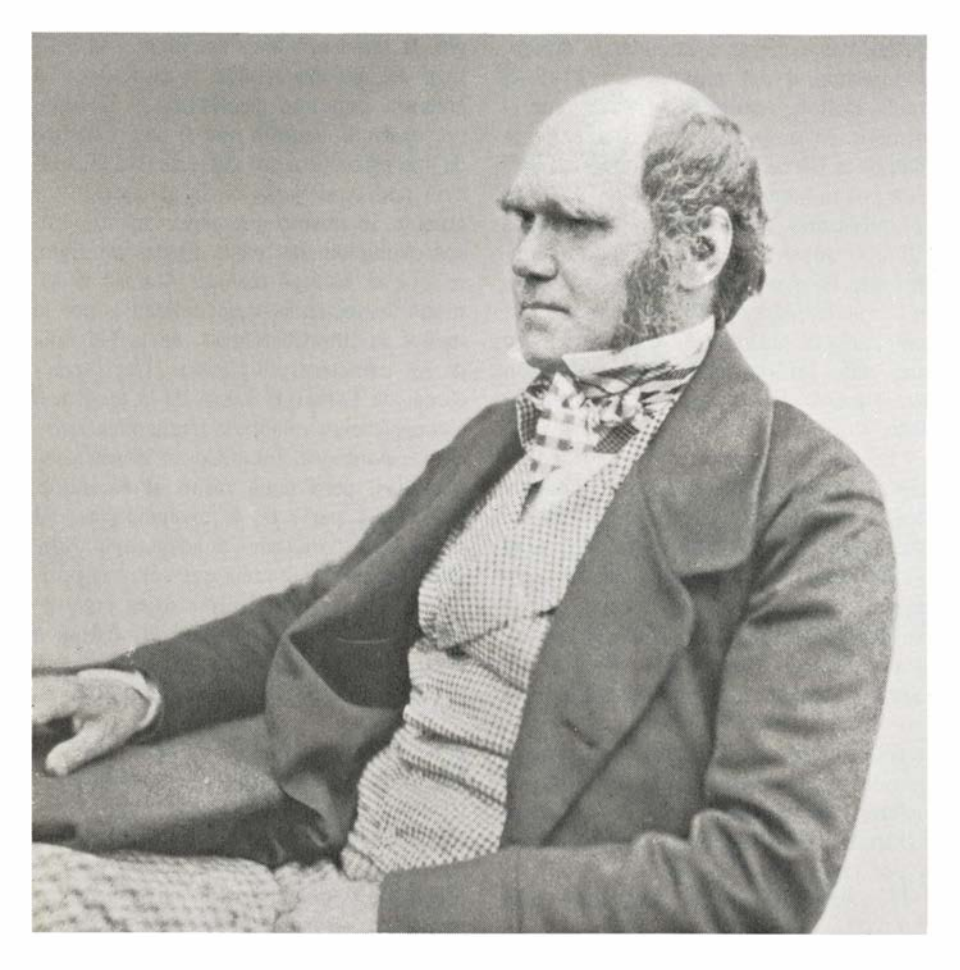
La teoría completa de Darwin, reforzada con innumerables observaciones personales y cuidadosamente argumentada, se publicó el 24 de noviembre de 1859 en *On the Origin of Species* ("El origen de las especies"). El amplio esquema aclaratorio constaba de varias subteorías o postulados, de las que señalaré las que, a mi juicio, constituyen las cuatro principales. Dos de ellas concuerdan con el modo de pensar de Lamarck: la primera es el postulado de que el mundo no es estático, sino que evoluciona; las especies cambian continuamente, se originan unas y se extinguen otras. Las biotas, tal como refleja el registro fósil, cambian con el tiempo; cuanto más antiguas son, más diferenciadas se nos presentan con respecto a los organismos vivos. Al contemplar la naturaleza viviente se observan fenómenos que carecen de sentido a no ser que se interpreten en el marco de la evolución. El segundo concepto lamarckiano que asumió Darwin era el postulado de que el proceso de la evolución es gradual y continuo; y que no consiste en saltos discontinuos o cambios súbitos.

Los otros dos postulados principales de Darwin encerraban, en sus grandes líneas, ideas nuevas. Uno era el postulado de la comunidad de descendencia. Para Lamarck, cada organismo o grupo de organismos representaba una línea evolutiva independiente que había tenido principio en la generación espontánea y se había esforzado en constante tendencia a la perfección. Darwin, por el contrario, postulaba que los organismos semejantes estaban emparentados, y descendían de un antepasado común. Afirmaba que todos los mamíferos habían derivado de una única especie ancestral, que todos los insectos tenían un antepasado común, y que, en definitiva, tal era lo que ocurría entre todos los demás organismos de cualquier grupo. Lo que de hecho implicaba que los organismos vivientes podían remontarse hasta un origen único de la vida.

Hubo muchas personas que consideraron un insulto imperdonable a la raza humana la inclusión, por parte de Darwin, del hombre en la comunidad de descendencia de los mamíferos; ello provocó un aluvión de protestas. Pero la idea de la comunidad de descendencia tenía un poder explicativo tan enorme que, casi inmediatamente, fue adoptada por la mayoría de los biólogos. Daba cuenta tanto de la jerarquización linneana de las características taxonómicas como del hecho, revelado por la anatomía comparada, de que podían asignarse todos los organismos a un número limitado de tipos morfológicos.

La cuarta subteoría de Darwin, la de la selección natural, constituía la clave para interpretar su amplio esquema. El cambio evolutivo, decía Darwin, no es el resultado de algún misterioso impulso lamarckiano, ni una simple cuestión de azar, sino el resultado de la selección. La selección es un proceso que consta de dos fases, la primera etapa de las cuales es la producción de variabilidad. En cada generación, según Darwin, se genera una enorme cantidad de variabilidad; Darwin no conocía el origen de esta variación, que no se esclarecería hasta después de la aparición de la genética como ciencia. Todo lo que tenía era un conocimiento empírico de la reserva, aparentemente inagotable, de grandes y pequeñas diferencias intraespecíficas.

La segunda etapa es la selección a través de la supervivencia en la lucha por la existencia. En la mayoría de especies animales y vegetales, una sola pareja de progenitores llega a procrear millares, si no



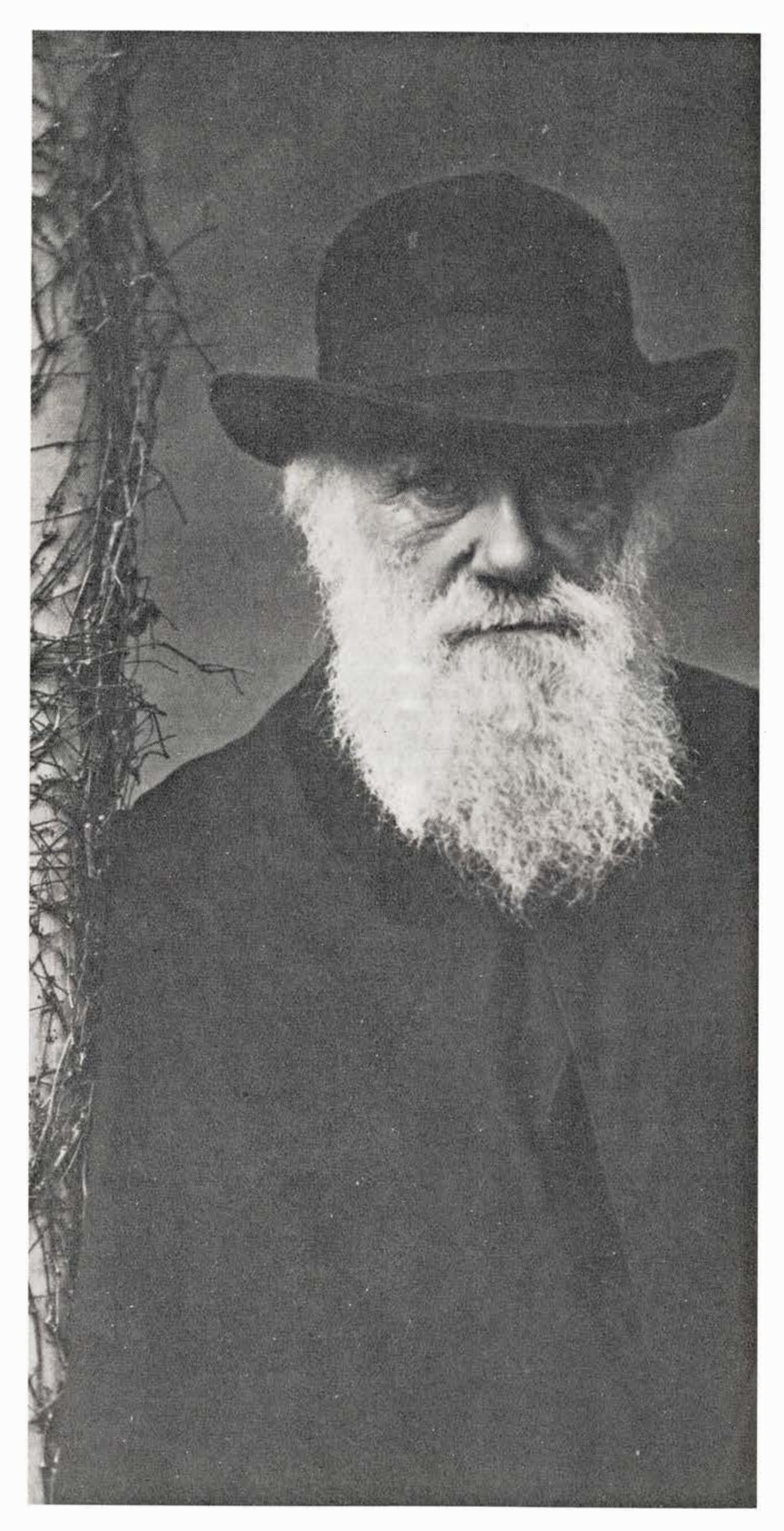
ALREDEDOR DE 1854, año en que publicó una extensa monografía sobre los percebes que le llevó unos ocho años, Darwin posó para esta fotografía; seguía, mientras tanto, en lo que el llamaba su "trabajo de las especies": leyendo, atendiendo a la correspondencia, coleccionando, experimentando y tomando notas sobre el tema de su obra principal, pero retrasando su redacción hasta 1856. Dos años más tarde, la noticia de que A. Russel Wallace había llegado a desarrollar, por su cuenta, la idea de selección natural impulsó a Darwin a preparar el "resumen" que conocemos como *El origen de las especies.* ("On the Origin of Species").

millones, de descendientes. La lectura de Thomas Malthus reveló a Darwin que solamente muy pocos de ellos podían sobrevivir. ¿Qué descendientes tienen una probabilidad mayor de sobrevivir? Serían aquellos individuos que presentaran la combinación de caracteres más idónea para hacer frente al ambiente, entendiendo por tal el clima, los competidores y los enemigos; ellos tendrían una probabilidad mayor de sobrevivir, reproducirse y dejar descendientes, y sus caracteres pasarían, por tanto, al siguiente ciclo de selección.

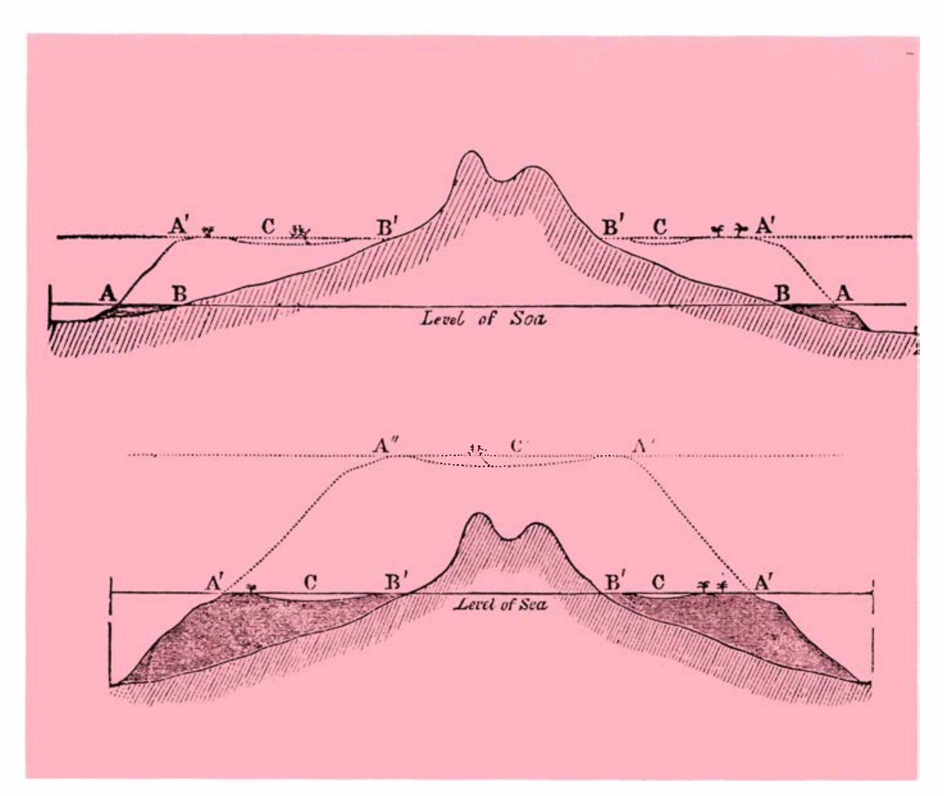
La idea de un mundo en evolución, que sustituía a la de un mundo estático, la aceptaron casi sin excepciones todos los científicos serios, incluso antes de la muerte de Darwin, ocurrida en 1882; quienes aceptaban la evolución, aceptaron también la idea de comunidad de descendencia (aunque algunos de ellos insistieron en excluir al hombre de este linaje común). Sin embargo, los otros dos postulados de Darwin corrieron una suerte muy distinta, pues fueron dura y agriamente combatidos por un elevado número de estudiosos y eruditos durante los 50–80 años siguientes.

Uno de estos postulados era la idea de gradualismo. Ni quisiera T. H. Huxley, a quien se le llamaría el "bulldog de Darwin" por su vigorosa actitud como abanderado de la mayoría de puntos de la nueva teoría, aceptó el origen gradual de los tipos superiores ni de las nuevas especies; Huxley, por su parte, propugnaba un origen saltacional. El saltacionismo se hizo popular también entre biólogos de la categoría de Hugo de Vries, uno de los redescubridores de las leyes de la herencia de Gregor Mendel. En 1901, De Vries propuso una teoría según la cual las nuevas especies se originaban por mutación. Todavía en 1940 el genético Richard B. G. Goldschimidt defendía las "mutaciones sistémicas" como mecanismo de explicación del origen de los nuevos tipos superiores.

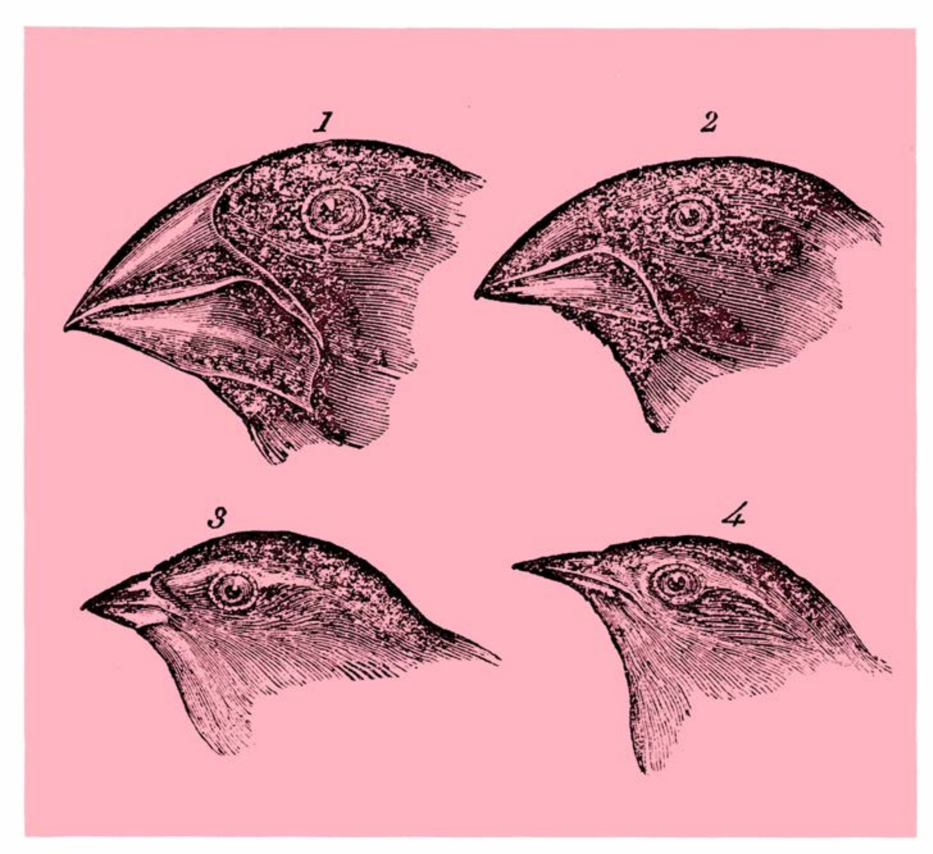
Con el tiempo se desarrollaron tres avances que dieron al traste con las teorías saltacionistas. Fue uno la adopción gradual de una nueva actitud hacia el mundo físico y su variabilidad. Desde la época de Platón el punto de vista dominante había sido lo que el filósofo Karl Popper denominó "esencialismo"; según dicha teoría el mundo estaría integrado por un número limitado de esencias invariantes (las *ideas* de Platón), de las que las manifestaciones variables del mundo visible serían meros reflejos incompletos e imprecisos. Desde este punto de vista sólo podría producirse un auténtico cambio a través del origen de una nueva esencia, ya fuera por creación o



ALREDEDOR DE 1880 Darwin fue fotografiado en su casa de Down House Kent, donde vivió y trabajó desde 1842. Murió en 1882 a la edad de 73 años; y fue enterrado en la abadía londinense de Westminster.



NACIMIENTO DE UN ATOLON, por subsidencia del fondo oceánico; así estaba ilustrado con este grabado en el diario de a bordo de Darwin, de su travesía con el *Beagle*. En la primera etapa *(arriba)* se forma un arrecife marginal de coral (*A*-*B*, *B*-*A*) a nivel del mar, en torno a una isla en el océano Pacífico. A medida que se hunde la isla, los pólipos coralinos, que pueden vivir solamente en aguas someras, crecen aumentando el arrecife hacia arriba, formando un arrecife marginal (*A'*-*B'*, *B'*-*A'*) que encierra una laguna en su interior (*C*). La isla continúa hundiéndose *(abajo)* hasta quedar por debajo del nivel del mar; el arrecife, al crecer, se transforma en un atolón (*A''*-*B''*). Darwin poseía profundos conocimientos de zoología y geología.



PINZONES DE DARWIN, que observó personalmente en las islas Galápagos, se ven en este grabado tomado de su diario, publicado; esas aves despertaron en él una importante intuición. A la vista de la extensa gama de tamaños y formas del pico en "un grupo pequeño e íntimamente emparentado de aves", escribió, "uno podría realmente suponer que... se ha tomado una especie y se la ha modificado de acuerdo con diferentes finalidades". La idea de un mundo en evolución fue aceptada antes de la muerte de Darwin.

mediante un salto espontáneo (mutación). Las clases de objetos físicos estaban compuestas por entidades idénticas, y las constantes físicas eran invariantes bajo condiciones idénticas, por lo que (en el siglo XIX) no existía conflicto entre las matemáticas o las ciencias físicas y la filosofía esencialista.

La biología requería una filosofía distinta. Los organismos vivientes se caracterizan por la singularidad; cualquier población de organismos consta de individuos únicos y distintos. Desde un "punto de vista poblacional", los valores medios son abstracciones; sólo tienen realidad las variantes individuales. La importancia de la población reside en constituir un acervo de variaciones (un acervo génico, en el lenguaje de la genética). La perspectiva poblacional hace posible la evolución gradual; enfoque que es el que hoy domina todos los aspectos de la teoría de la evolución.

El segundo avance que obligaría a abandonar el saltacionismo fue el descubrimiento de la inmensa variabilidad de las poblaciones y el reconocimiento de que una gran variedad de factores genéticos discontinuos pueden manifestarse en una variación continua del organismo, siempre que haya suficiente número de los mismos y que las discontinuidades entre ellos sean lo bastante pequeñas. El tercer avance fue la demostración que hicieron los naturalistas de que los procesos de la evolución gradual son totalmente capaces de explicar el origen de discontinuidades, tales como nuevas especies y nuevos tipos y el origen de innovaciones evolutivas tales como las alas de las aves o los pulmones de los vertebrados.

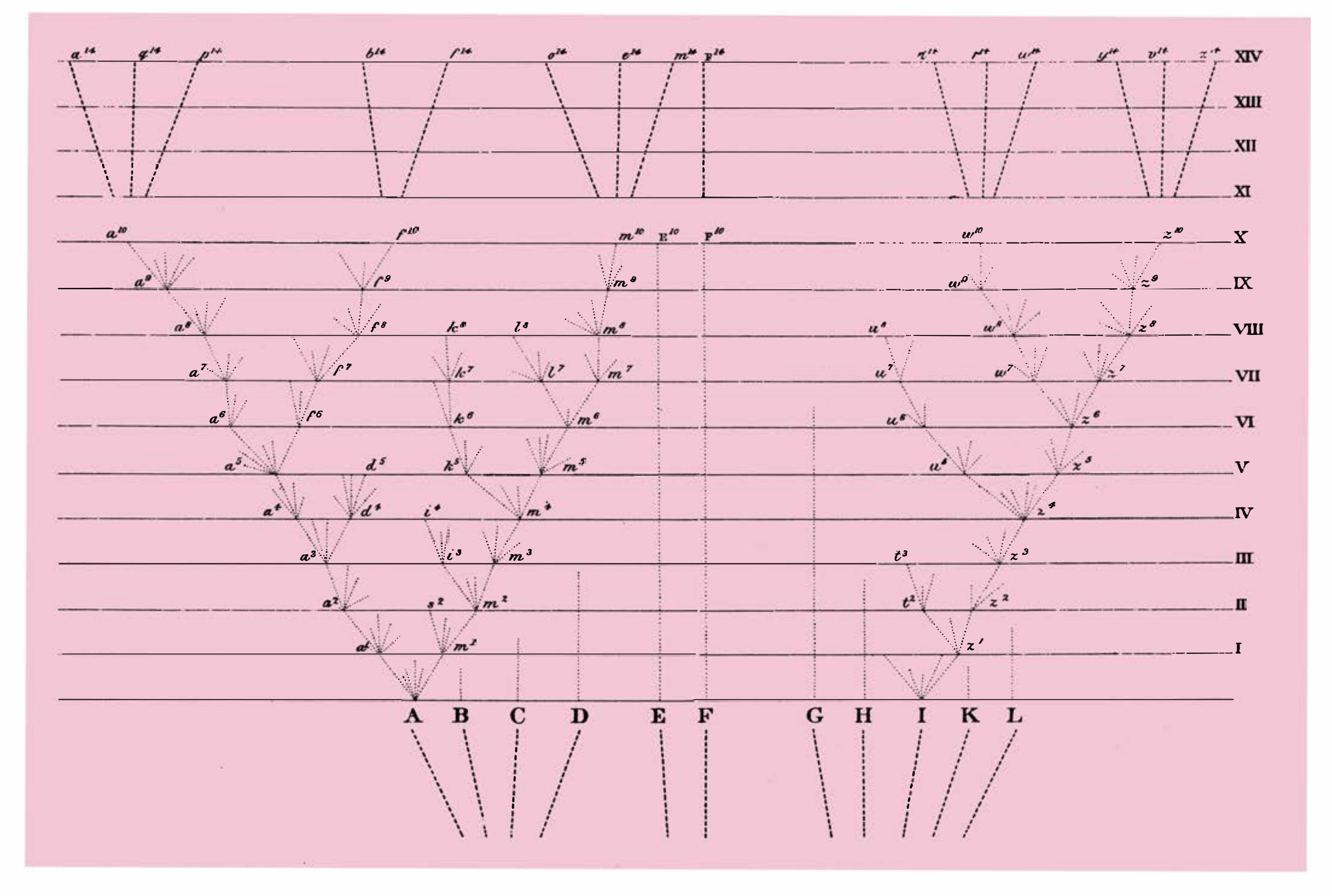
La otra idea de Darwin a la que se resistieron durante mucho tiempo la mayoría de los biólogos y filósofos fue la selección natural. Al principio, muchos la habían rechazado porque no era determinista y, por tanto predictiva, en la línea de la ciencia del siglo XIX. ¿Cómo podía una "ley natural", cual la selección natural, ser enteramente una cuestión de azar? Otros atacaron su "materialismo craso". En el siglo XIX atribuir la armonía del mundo viviente al resultado arbitrario de la selección natural era socavar el "argumento del proyecto" de los teólogos naturales, según el cual la existencia de un Creador podría inferirse de la belleza del proyecto de sus obras. Quienes rechazaron la selección natural desde un punto de vista religioso o filosófico, o simplemente debido a que les parecía un proceso excesivamente azaroso como para explicar la continuidad de la evolución, postularon durante muchos años otras alternativas con nombres tales

como ortogénesis, nomogénesis, aristogénesis o el "punto omega" de Teilhard de Chardin, todas ellas basadas en una tendencia interna o impulso hacia la perfección o el progreso. Todas estas teorías eran finalistas: postulaban algún tipo de teleología cósmica, de propósito o programa.

Los defensores de las teorías teleológicas, pese a todos sus esfuerzos, han sido incapaces de encontrar ningún mecanismo (excepto los sobrenaturales) que pueda explicar el finalismo que postulan. Hoy en día, la posibilidad de que pueda existir algún mecanismo de este tipo está totalmente descartada, merced a los hallazgos de la biología molecular. Tal como señaló Jacques Monod con particular énfasis, el material genético es constante; sólo puede cambiar por medio de mutación. Las pruebas aportadas por la paleontología han contribuido también a rebatir las teorías finalistas, como ha demostrado claramente George Gaylord Simpson. Cuando se estudia detenidamente la tendencia evolutiva de un carácter, por ejemplo la tendencia hacia un mayor tamaño del cuerpo o de los dientes, dicha tendencia resulta incoherente, ya que cambia de dirección repetidamente, y, a veces, incluso se invierte. La frecuencia de extinción en cada período geológico es otro argumento poderoso contra cualquier tendencia finalista hacia la perfección.

No es difícil rebatir la objección al supuesto componente aleatorio de la selección natural. El proceso no es, en absoluto, cuestión de puro azar. Aunque surgen variaciones por procesos aleatorios, se clasifican dentro de la segunda etapa del proceso: la selección por la supervivencia que es, en gran medida, un factor antiazar. Y si también es cierto que parte de la evolución es resultado del azar, en la actualidad sabemos que los procesos físicos presentan, en general, un componente probabilístico mucho mayor de lo que se reconocía hace 100 años.

A pesar de ello, ¿puede la selección natural explicar la larga progresión evolutiva hasta las plantas y animales "superiores", incluido el hombre, desde el origen de la vida hace entre tres y cuatro mil millones de años? [véase "La evolución química y el origen de la vida", por Richard E. Dickerson, en este mismo número]. ¿De qué manera puede la selección natural explicar no solamente la supervivencia diferencial y los cambios adaptativos intraespecíficos, sino también la aparición de nuevas especies, diversamente adaptadas? De nuevo fue Darwin quien sugirió la respuesta adecuada. Un organismo compite no sólo con otros individuos de la misma especie, sino también con individuos de otras especies. Una nueva aspiración o mejora fisiológica general convertirá al individuo y a sus descendientes en competidores interespecíficos más fuertes, y, por tanto, contribuirá a la diversificación y a la especialización. Dicha especialización conduce a menudo a un callejón sin salida, como es, por ejemplo, el caso de la adaptación a la vida cavernícola o en aguas termales. Sin em-



FORMACION DE NUEVAS ESPECIES a través de la divergencia de caracteres y la selección natural, según estaba ilustrada en *El origen de las especies*. Las mayúsculas *(abajo)* representan especies del mismo género; las líneas horizontales numeradas con cifras romanas *(derecha)* representan, digamos, intervalos de mil generaciones. Las líneas ramificadas y divergentes, de puntos, representan la gama de descendientes, de los cuales los "provechosos" se "mantienen o se seleccionan naturalmente". Algunas especies (*L, C, etc.*) mueren; otras (*E, F*) permanecen sin cambios esenciales. Algunas (*A, I*) divergen ampliamente, y dan lugar, después de numerosas generaciones, a nuevas variedades (a^1, m^1, z^1) que divergen a su vez, originando variedades progresivamente diferentes, que finalmente se convierten en nuevas especies distintas (a^{14}, p^{14}, q^{14}, *etc.*). Después de intervalos más prolongados éstas pueden originar otros nuevos géneros.

bargo, muchas especializaciones, sobre todo aquellas que se adquirieron al principio de la historia evolutiva, abrieron niveles completamente nuevos de radiación adaptativa. Estos iban desde la invención de las membranas y de un núcleo celular organizado [véase, más adelante, "La evolución de las células primitivas", por J. William Schopf] y la agregación de células para formar organismos pluricelulares [véase "La evolución de las plantas y los animales pluricelulares", por James W. Valentine, página 76] hasta la aparición de sistemas nerviosos centrales altamente desarrollados y la invención del cuidado prolongado de la prole.

La evolución, como Simpson puso de manifiesto, es oportunista en extremo: favorece cualquier variación que confiera al individuo una ventaja en la competencia con los demás miembros de su población o sobre individuos de otras especies. A lo largo de miles de millones de años este proceso ha venido funcionando automáticamente, impulsando lo que nosotros llamamos progreso evolutivo. Ningún programa controlaba o dirigía esta progresión; ha sido el resultado de la decisión momentánea de la selección natural.

El desconocimiento de Darwin en lo concerniente al origen de la variabilidad genética, que constituye la materia prima para la selección natural, dejó un gran vacío en su argumentación; dicha laguna quedaría subsanada por la ciencia de la genética. En 1865, Mendel descubrió que los factores que transmiten la información hereditaria son unidades discretas transmitidas a la descendencia por cada progenitor, unidades que se preservan puras y se mezclan de nuevo en cada generación. Darwin no llegó a conocer nunca los hallazgos de Mendel, ignorados durante mucho tiempo hasta el redescubrimiento de los mismos en 1900.

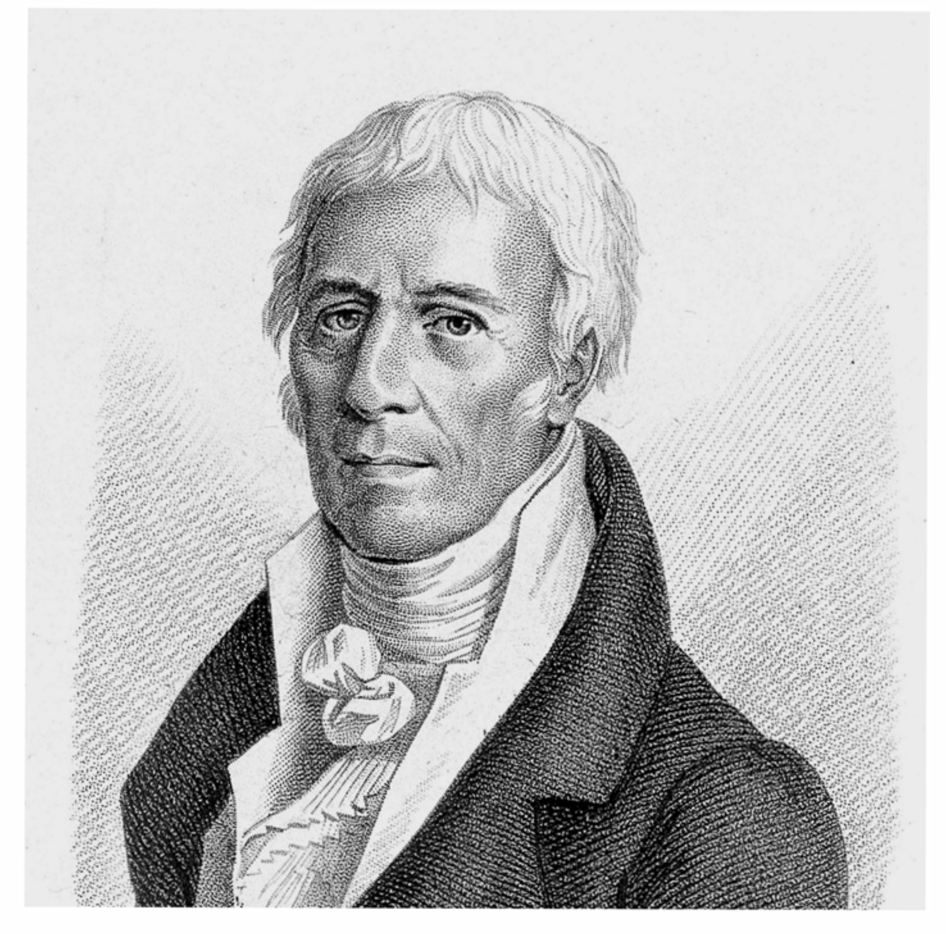
Hoy sabemos que el ADN del núcleo celular está organizado en numerosos genes que se autorreplican (unidades hereditarias mendelianas), los cuales pueden mutar para formar alelos distintos, o formas alternativas. Existen genes estructurales, que codifican la información para la síntesis de proteínas específicas, y genes reguladores, que activan y desactivan a los genes estructurales. Un gen estructural mutado puede codificar para una proteína variante, comportando un carácter variante. Los genes se disponen en los cromosomas ordenadamente y pueden recombinarse entre sí durante el proceso celular de la meiosis, que precede a la formación de células germinales en las especies dotadas de reproducción sexual. La diversidad de genotipos (dotaciones completas de genes) que pueden producirse durante la meiosis es tan elevada que rebasa casi lo imaginable; gran parte de esa diversidad se conserva en las poblaciones a pesar de la selección natural [véase "Mecanismos de la evolución", por Francisco J. Ayala, que es el artículo siguiente de este número].

Por extraño que nos parezca, los primeros seguidores de Mendel no aceptaron la teoría de la selección natural. Eran esencialistas y saltacionistas, que veían en la mutación la fuerza impulsora verosímil de la evolución. El panorama empezó a cambiar con el desarrollo de la genética de poblaciones en la década de 1920. Y, a lo largo de las dos décadas subsiguientes, se llegaría a una síntesis, que se expresó y comentó ampliamente a través de libros escritos por Theodosius Dobzhansky, Julian Huxley, Bernhard Rensch, Simpson, G. Ledyard Stebbins y el autor de esta introducción. La nueva "teoría sintética" de la evolución ampliaba la teoría de Darwin a la luz de la teoría cromosómica de la herencia, de la genética de poblaciones, la idea biológica de especie y otras nociones de biología y paleontología. La nueva síntesis se caracterizó por el rechazo total de la herencia de los caracteres adquiridos, un énfasis en la condición gradual de la evolución y el reconocimiento de la importancia decisiva de la selección natural.

La comprensión de los procesos evolutivos, lograda gracias a la teoría sintética, tuvo una profunda resonancia en toda la biología. Hizo comprender que cualquier problema biológico plantea una cuestión evolutiva; que, con respecto a cualquier estructura, función o proceso biológico, es lícito preguntarse: ¿Por qué está ahí? ¿Qué ventaja selectiva tenía cuando se adquirió? Preguntas todas de enorme incidencia en cualquier sector biológico y, de manera particular, en biología molecular, en etología y en ecología [véase: "La evolución de los sistemas ecológicos", por Robert M. May, página 104].

A los filósofos y los físicos, y al mismo hombre de la calle, les sigue costando entender la moderna teoría de la evolución orgánica a través de la selección natural. A riesgo de repetir algunos puntos que ya he tratado en su contexto histórico, permítaseme subrayar los rasgos especiales de la teoría en boga, prestando particular atención a aquello que distingue a la evolución orgánica de la evolución cósmica y de otros procesos tratados por los físicos.

La evolución a través de la selección natural es un proceso (vuelvo a repetirme)



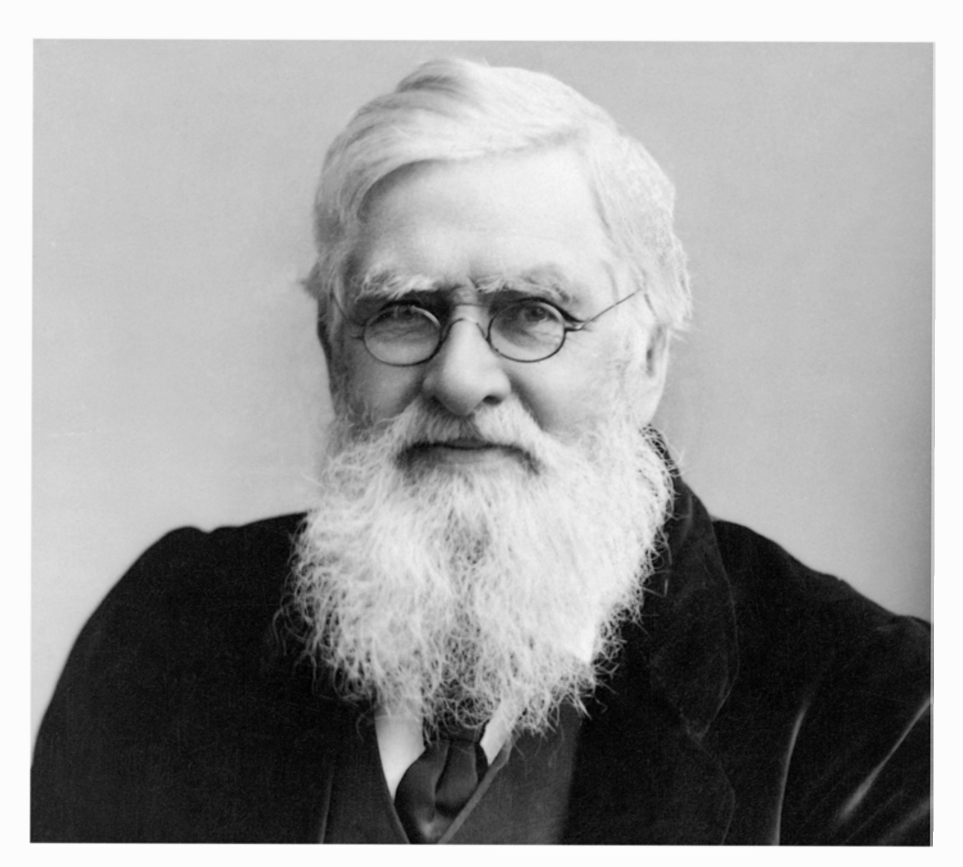
JEAN BAPTISTE DE LAMARCK, naturalista y filósofo francés, que fue el primer evolucionista con un sistema coherente. Vislumbró la gran antigüedad de la tierra, el gradualismo de la evolución y la adaptación de los organismos. J.B. Lamarck también creía, sin embargo, en la herencia de los caracteres adquiridos.

que consta de dos etapas. La primera etapa es la producción (a través de la recombinación, mutación y acontecimientos aleatorios) de variabilidad genética; la segunda etapa es la regulación de esa variabilidad por la selección. La mayor parte de la variación producida en la primera fase es aleatoria en el sentido de que no está causada por, ni relacionada con, las necesidades habituales del organismo o la naturaleza de su ambiente.

La selección natural puede operar con total éxito en razón de la fuente inagotable de variación que le suministra el alto grado de individualidad de los sistemas vivientes. No hay dos células en un mismo organismo que sean totalmente idénticas; cada individuo es único, cada especie es única y lo es cada ecosistema. Para la mayoría de los profesionales ajenos a la biología, el alcance de la variabilidad orgánica resulta algo incomprensible. Totalmente incompatible con el pensamiento esencialista tradicional, requiere un entramado conceptual muy distinto: una perspectiva poblacional. (La individualidad de los sistemas biológicos y el hecho de que existan múltiples soluciones para casi todos los problemas ambientales se combinan para hacer de la evolución orgánica algo irrepetible. Los astrónomos, que se mueven en un enfoque determinista, están convencidos de que cuanto ocurrió sobre nuestro planeta debió acontecer también en planetas de estrellas distintas del sol. Los biólogos, impresionados por la probabilidad inherente de las distintas etapas que condujeron hasta la evolución del hombre, consideran altamente improbable lo que Simpson llamaba "el predominio de los humanoides".)

Los individuos, distintivamente únicos, se organizan en poblaciones endogámicas y en especies. Todos los miembros son "partes" de la especie, puesto que proceden de, y contribuyen a, un solo acervo de genes. La población, o la especie, como un todo es el "individuo" que sufre la evolución; no es, pues, una clase que encerrara varios miembros.

Cada individuo biológico tiene una naturaleza peculiarmente dualista. Posee un genotipo (dotación génica completa, aunque no se manifiesten todos los genes) y un fenotipo (organismo resultante de la traducción de los genes del genotipo). El genotipo es parte del acervo génico de la población; el fenotipo compite con otros fenotipos por el éxito en la reproducción. Este éxito (que define la "eficacia biológica" –fitness– del individuo) no está determinado intrínsecamente, sino que resulta de múltiples interacciones con los enemigos, los competidores, los organismos patógenos y demás presiones de se-



ALFRED RUSSEL WALLACE, cuando era todavía un joven naturalista que trabajaba en las Indias Orientales, desarrolló, de forma independiente, la teoría de la selección natural; su escrito sobre el tema se leyó con el de Darwin en 1858. Se alejó de Darwin en lo referente a los mecanismos de la evolución humana: creía que la selección natural no podía explicar por sí sola las facultades humanas superiores.



T. H. HUXLEY se distinguió por su brillante trabajo en numerosos campos de la biología. Hizo suya la función de "agente general" y de "bulldog" de Darwin, explicando y ponderando *El origen de las especies* en una reseña publicada en *The Times*, de Londres, y en numerosos artículos y conferencias.



GEOCRONOLOGIA. La línea superior representa el intervalo temporal desde el origen de la tierra, hace unos 4600 millones de años, hasta nuestros días. La longitud, relativamente corta, del Fanerozoico *(color)*, tiempo durante el cual los fósiles de organismos vivientes abundan en el registro geológico, está ampliada en la segunda línea, contando desde arriba; los períodos sucesivamente más cortos *(color)* están ampliados en las tres líneas siguientes. Las tres flechas, de

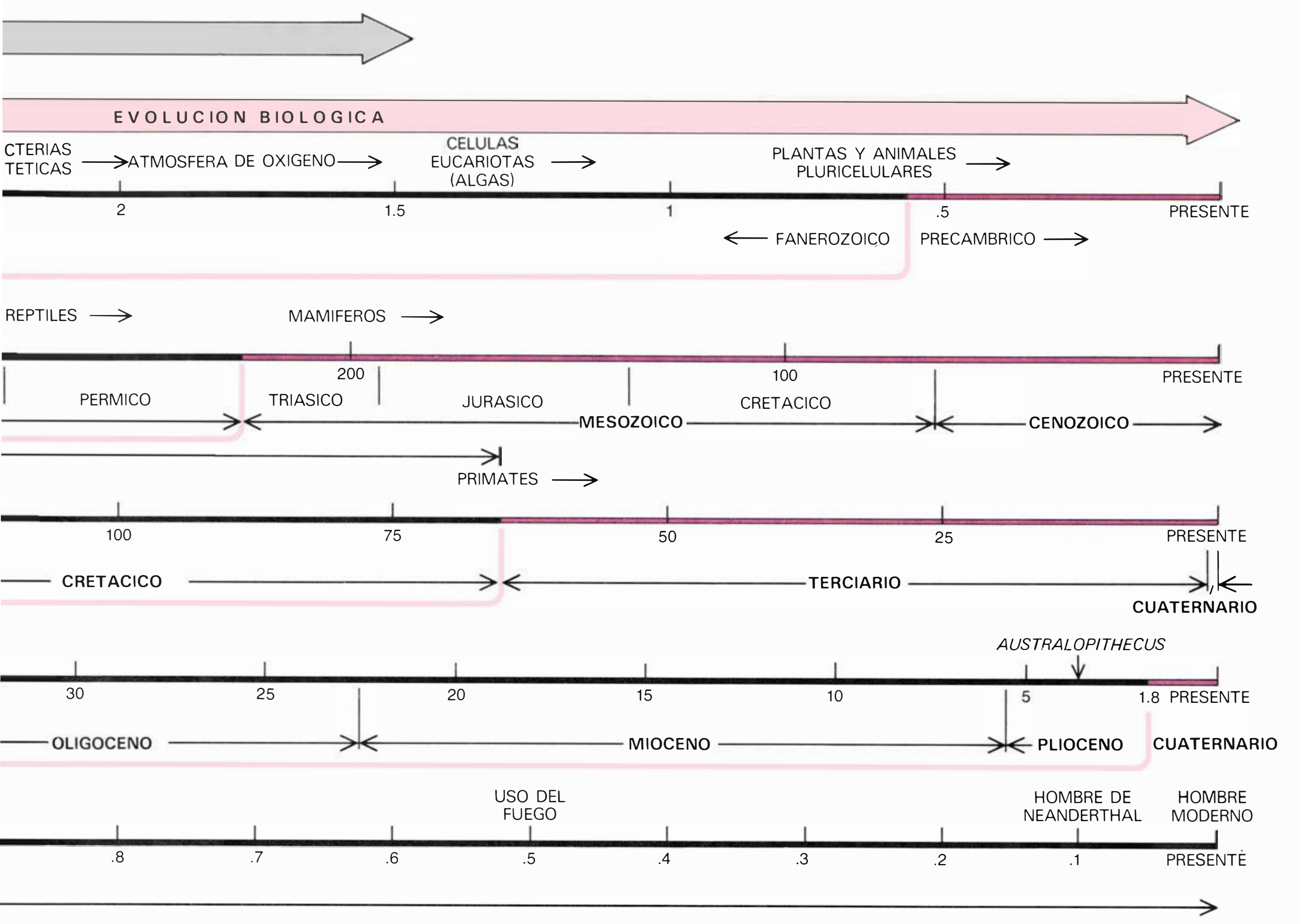
lección. Esa constelación de presiones cambia con las estaciones, a lo largo de los años y de un sitio geográfico a otro.

La segunda fase de la selección natural, la selección propiamente dicha, constituye un principio extrínseco de regulación. En una población compuesta de miles o millones de individualidades, ciertos individuos tendrán dotaciones génicas mejor dispuestas para hacer frente al conjunto de presiones ecológicas dominantes. Esos individuos poseerán, estadísticamente hablando, una probabilidad de supervivencia y de procreación mayor que el resto de los miembros que componen la población. Esta segunda fase de la selección natural determina la dirección del proceso evolutivo, al aumentar la frecuencia de genes y constelaciones de genes adaptados a un tiempo y lugar determinados, al aumentar la eficacia biológica, al promover la especialización y al dar origen a radiaciones adaptativas y a todo lo que, de un modo impreciso, se denomina progreso evolutivo [véase "La adaptación", por Richard C. Lewontin, último artículo de este número monográfico].

Con otras palabras, la evolución por selección no es ni un fenómeno fortuito ni tampoco un fenómeno determinístico, sino un proceso bifásico que combina las ventajas de uno y otro. Como escribiera el pionero de la genética de poblaciones Sewall Wright: "El proceso darwiniano de continua interrelación entre un proceso aleatorio y otro selectivo no es un camino medio entre el puro azar y el determinismo absoluto, sino una vía de consecuencias entera y cualitativamente diferentes de la de ambos".

No me consta que ningún darwinista cuestione el hecho de que los procesos de la evolución orgánica sean coherentes con las leyes de las ciencias físicas; pero carece de sentido afirmar que la evolución biológica "se reduce" a las leyes de la física. La evolución biológica resulta de procesos específicos que actúan sobre sistemas específicos, y cuya explicación sólo tiene razón de ser a nivel de complejidad de tales procesos y tales sistemas. Y la teoría clásica de la evolución tampoco se ha reducido a una "teoría molecular de la evolución", opinión que se funda en ciertas definiciones reduccionistas de la evolución del tipo de la siguiente: "cambio en las frecuencias génicas de las poblaciones naturales". Esa definición reduccionista omite los aspectos cruciales de la evolución: cambios en la diversidad y en la adaptación. (En cierta ocasión le di un terrón de azúcar a un mapache en el zoo. Se lo llevó corriendo a la pila del agua y lo lavó vigorosamente, hasta que se deshizo por completo. Ningún sistema complejo debería eliminarse hasta el punto de no dejar nada válido del mismo.)

Una vez alcanzada la nueva síntesis en las décadas de 1930 y 1940, algunos discrepantes de la evolución se preguntaron si no había llegado ya la hora final de la investigación en ese sentido, y si no se había respondido ya a todas las cuestiones. La contestación a ambas preguntas es



grueso tamaño situadas en la parte superior, representan los tres estadios de la evolución; la evolución biológica empezó hace unos 3500 millones de años con la aparición de las primeras células vivientes que se conocen. Las tres eras que comprende el Fanerozoico (Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico) se dividen a su vez en once períodos; el período terciario se divide en cinco épocas, y el Cuaternario abarca el Pleistoceno y la época actual o reciente. (Ilustración de G. Kiss.)

rotundamente no; según queda puesto de manifiesto en el aumento exponencial del número de publicaciones sobre biología evolutiva. Mencionaré algunos problemas que suelen concentrar el interés de los investigadores en ese campo.

Uno de los temas de mayor dedicación investigadora es la función del azar. Ya en 1871 se había sugerido que quizá sólo parte del cambio evolutivo se debiera a la selección, en tanto que la porción destacada restante, sino casi todo el cambio, obedeciera a la variación accidental, a lo que ahora conocemos por mutaciones "neutras". Esta insinuación se ha venido repitiendo muchas veces desde entonces. El problema adquirió una nueva dimensión cuando la técnica de la electroforesis permitió detectar pequeñas diferencias en la composición de un enzima particular en una amplia muestra de individuos; ello revelaba el enorme grado de variabilidad alélica. ¿Qué fracción de esa variabilidad es "ruido" evolutivo y qué fracción depende de la selección? ¿Por qué procedimiento podemos partir la variabilidad en alelos neutros y alelos dotados de cierta significación?

El descubrimiento por parte de la biología molecular de la existencia de genes reguladores y genes estructurales plantea nuevos interrogantes en el campo de la evolución: ¿Es idéntico el ritmo de evolución en ambos tipos de genes? ¿Son ambos igualmente susceptibles de selección natural? Por lo que respecta a la especiación o al origen de grupos taxonómicos superiores, ¿es un tipo de genes más importante que el otro? (Por ejemplo, los genes estructurales del chimpancé y del hombre son notablemente parecidos; ¿serán entonces los genes reguladores los responsables de la mayoría de las diferencias entre el chimpancé y el hombre?) ¿Hay, tal vez, otros tipos de genes?

El problema que más caro le era a Darwin, el de la multiplicación de las especies, vuelve a ser objeto de investigación. En ciertos grupos de organismos, como el de las aves por ejemplo, las nuevas especies parecen originarse exclusivamente por especiación geográfica: a través de la reestructuración genética de poblaciones que se hallaban aisladas del resto de la especie, en una isla por ejemplo. En las plantas y en otros grupos animales, muy pocos por cierto, ocurre un tipo distinto de especiación por poliploidía (duplicación de la dotación cromosómica), ya que los individuos poliploides quedan inmediatamente aislados, desde el punto de vista reproductor, de sus progenitores. Un tercer tipo de especiación es el llamado especiación "simpátrica", que se observa en parásitos o en insectos adaptados a vivir sobre una planta huésped determinada. Puede suceder que una nueva especie huésped sea colonizada accidentalmente, y que los descendientes de los inmigrantes, ayudados quizá por cierta combinación favorable de sus genes, lleguen a constituir una colonia próspera. En este caso existirá una fuerte selección de los genes que favorezcan la reproducción con otros individuos que vi-

van sobre la nueva especie huésped, de suerte que las condiciones favorezcan el desarrollo de una nueva raza adaptada al nuevo huésped y, con el tiempo, a una nueva especie que sea específica del hospedante en cuestión. La frecuencia de la especiación simpátrica sigue siendo motivo de polémica, al igual que continúa debatiéndose también el papel respectivo de genes y cromosomas en el proceso de especiación.

En pocos campos de la biología ha sido tan fructífera la introducción de la perspectiva evolutiva como en el sector de la biología del comportamiento. Los etólogos clásicos habían puesto de relieve que ciertas pautas de comportamiento, como las exhibiciones de cortejo, podían reflejar unas relaciones taxonómicas tan ajustadas como los propios caracteres estructurales. Se han realizado clasificaciones basadas en el comportamiento que concuerdan notablemente con las configuradas a partir de la estructura; y los datos etológicos han mostrado ser frecuentemente decisivos en los casos en que las pruebas morfológicas no resultaban clarificadoras. Y lo que es más importante, se ha demostrado que a menudo –o quizá siempre– la conducta es el marcapasos de la evolución. Un cambio en el comportamiento, la selección de un nuevo hábitat o fuente alimentaria por ejemplo, desencadena nuevas presiones selectivas y puede conducir a importantes cambios adaptativos. Hay casi plena certeza de que algunos de los principales acontecimientos de la historia de la vida, como la conquista del medio terrestre o el del medio aéreo, comenzó a raíz de modificaciones en el comportamiento. Las presiones de selección que robustecen esos avances evolutivos están siendo ahora objeto de particular atención [en este mismo número, véase: "La evolución del comportamiento", por John Maynard Smith].

La percepción de que el mundo no es estático, sino que se halla en continuo cambio y de que nuestra propia especie es el producto de la evolución ha incidido inevitable y profundamente en el entendimiento humano. Sabemos ya que la línea evolutiva a la que pertenecemos surgió a partir de antepasados de naturaleza antropoide en el curso de millones de años, y que las etapas fundamentales de ese proceso acaecieron aproximadamente en el último millón de la historia del planeta [véase "La evolución de la especie humana", por Sherwood L. Washburn, página 128]. Conocemos asimismo que la selección natural tuvo que ser la responsable de ese avance. ¿Qué es lo que esos acontecimientos pretéritos nos permiten predecir respecto al futuro de la humanidad? Puesto que no existe ningún elemento teleológico en la evolución orgánica, ni se heredan los caracteres adquiridos, la selección constituye obviamente el único mecanismo potencialmente capaz de influir en la evolución biológica del hombre.

Esa conclusión plantea un dilema. La eugenesia, o selección deliberada, podría entrar en conflicto con determinados valores humanos respetables. Aun cuando no hubiera objecciones de índole moral, no siempre se dispone de la información necesaria sobre la que debe fundarse tal selección. No se sabe casi nada sobre el componente genético de rasgos humanos no físicos. Hay innumerables, y multiformes, tipos de seres humanos "buenos", "útiles" o adaptados. Aun cuando en un momento consiguiéramos seleccionar un conjunto de caracteres ideales, los cambios que generan en la sociedad los adelantos de la técnica se dan con tal rapidez que no podríamos predecir cuál sería el conjunto de talentos que habría de conducir, en el futuro, a la más armoniosa de las sociedades humanas. Dobzhansky decía que la humanidad sigue en estado evolutivo, pero no sabemos, desde una óptica biológica, a dónde se dirige.

Hay, empero, otro tipo de evolución: la evolución cultural. Se trata de un proceso peculiarmente humano por el que el hombre, hasta cierto punto, se amolda y se adapta a su en torno. (En tanto que las aves, los murciélagos y los insectos llegaron a volar en virtud de una evolución genética que duró millones de años, Dobzhansky señalaba que "el hombre se ha convertido en el volador más poderoso por propia construcción de máquinas planeadoras, no por reconstrucción de su genotipo".) La evolución cultural es un proceso mucho más veloz que la evolución biológica.

Uno de sus rasgos es la capacidad fundamental (y de viejo sabor lamarckista) de los seres humanos para evolucionar culturalmente a través de la transmisión, de generación en generación, de la información aprendida, en la que se encuadran los valores morales –y los inmorales–. Seguramente podrán registrarse todavía grandes progresos en este terreno, si consideramos el bajo nivel de los valores morales que manifiesta hoy la humanidad. Aun cuando no hubiera manera de condicionar nuestra propia evolución biológica, existiría la posibilidad cierta de influir en nuestra evolución cultural y moral. Hacerlo en direcciones que resulten adaptativas para toda la humanidad constituiría un objetivo evolutivo realista, por más que sea cierta la existencia de límites a la evolución cultural y moral en una especie humana que no haya sido manipulada desde el punto de vista genético.

Mecanismos de la evolución

Los rápidos progresos de la genética molecular durante las dos últimas décadas han permitido explicar el origen de las mutaciones y han puesto de manifiesto que la variabilidad dentro de la especie es muy superior a la postulada por Darwin

Francisco J. Ayala

En los 119 años transcurridos desde la publicación de *On the Origin of Species* ("El origen de las especies") los principios básicos de Darwin se han ido refinando de forma progresiva. Según Darwin la base de la evolución consiste en la existencia de modificaciones, aleatorias y heredables, en los individuos de una población. La selección natural –la supervivencia y reproducción diferencial de los individuos genéticamente distintos– adopta las modificaciones beneficiosas y rechaza las perjudiciales. De este modo la adaptación evolutiva implica una mezcla de variabilidad y selección, de azar y de necesidad.

Darwin pensaba que la variabilidad era un fenómeno transitorio. Debido a que una población de organismos está muy bien adaptada a su ambiente, argüía, la gran mayoría de modificaciones serán desventajosas, y los individuos modificados serán consecuentemente eliminados por la selección natural. En el caso raro de que una modificación resulte ventajosa conferirá al individuo una mayor probabilidad de sobrevivir y de reproducirse. Como resultado, la modificación ventajosa se irá extendiendo gradualmente a todos los miembros de la población en el transcurso de las generaciones, reemplazando finalmente al tipo que antes era dominante.

La teoría de Darwin implica que las poblaciones naturales estén constituidas por un tipo genético más o menos frecuente y algunas variantes poco frecuentes. En los últimos años ha podido rechazarse esta suposición al ponerse de manifiesto que las poblaciones naturales poseen un enorme reservorio de variabilidad genética, lo que sugiere que el papel del azar en el proceso evolutivo es más sutil de lo que suponía Darwin. Los progresos hechos en biología molecular, junto con el tratamiento estadístico de la evolución aportado por la genética de poblaciones, han permitido que los biólogos comprendan mejor de dónde procede la variabilidad genética, cómo se mantiene en las poblaciones y cómo contribuye al cambio evolutivo.

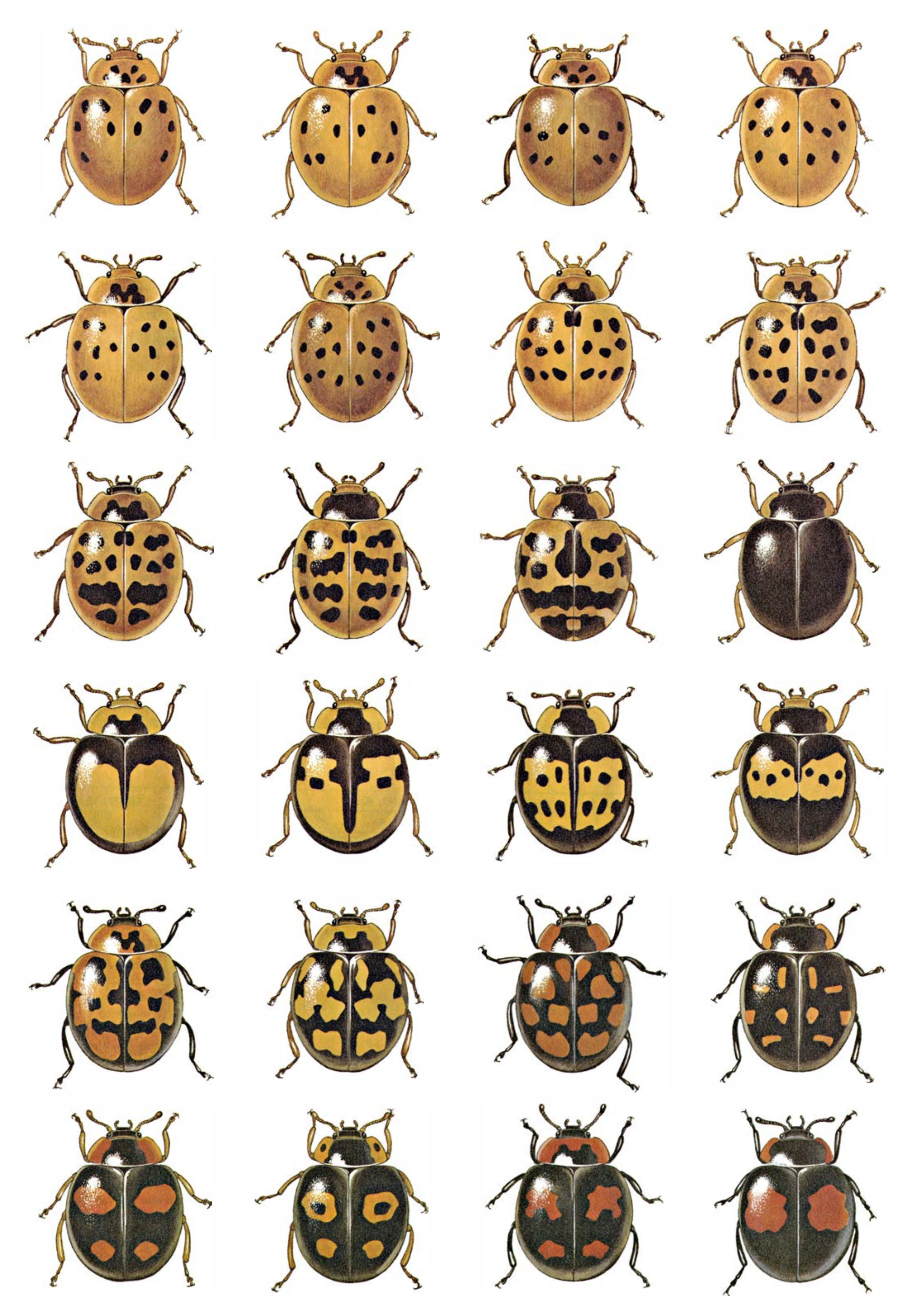
En la época de Darwin aún no había nacido la genética. Las unidades discretas de la herencia denominadas genes fueron identificadas por primera vez por Gregor Mendel en tiempos de Darwin, pero no fueron bien conocidas hasta el siglo veinte. A pesar de todo, la noción vaga, aunque sagaz, que Darwin tenía acerca de las fluctuaciones aleatorias del material hereditario resultaron una aproximación al concepto más preciso de la variabilidad genética de Mendel; ello hizo que no hubiese demasiada dificultad en incorporar la genética mendeliana a la teoría de la selección natural. A menudo se hace referencia a la fusión de ambas disciplinas, llevada a cabo desde comienzos de los años veinte hasta finales de los cincuenta denominándola neodarwinismo o síntesis moderna.

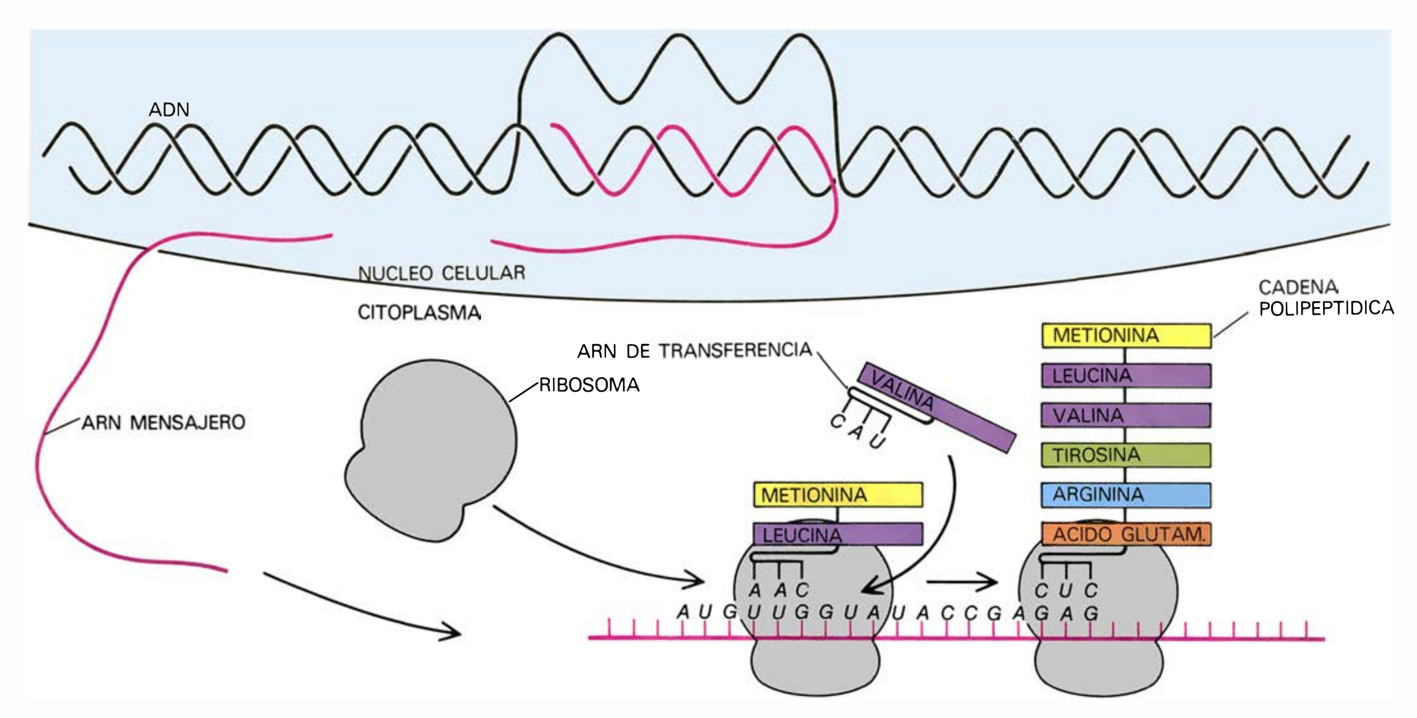
Los excitantes descubrimientos de la genética molecular realizados en los últimos 20 años han dado lugar a otra síntesis más, que abarca la comprensión de los procesos evolutivos a nivel molecular. Actualmente se sabe que un gen es un segmento de una de las moléculas extraordinariamente largas de ADN de la célula que almacenan en su estructura la información genética del organismo. La secuencia de cuatro tipos de bases nucleotídicas (adenina, citosina, guanina y timina) a lo largo de cada uno de los filamentos de la doble hélice de ADN representa un código genético. La información contenida en el código dirige la síntesis de proteínas específicas; el desarrollo de un organismo depende de las proteínas que éste produce. Las proteínas están formadas por largas cadenas de aminoácidos, y las propiedades específicas de cada proteína vienen determinadas por la secuencia de aminoácidos de la cadena. Esta secuencia viene especificada, a su vez, por la secuencia de nucleótidos en el ADN de los genes.

La información genética almacenada en la molécula de ADN se expresa en dos pasos. En el primer proceso, llamado de transcripción, se copia la secuencia de nucleótidos de uno de los filamentos del ADN en un filamento complementario de ARN (que está constituido por los mismos nucleótidos que el ADN, con la salvedad de que la timina está sustituida por una base estrechamente relacionada con ella, el uracilo). En el segundo proceso, denominado de traducción, el programa genético del organismo es "leído" a partir del ARN en codones, que son grupos sucesivos de tres nucleótidos. Las cuatro bases del ARN forman 64 codones distintos que especifican los 20 aminoácidos que se presentan normalmente en las proteínas. (La discrepancia entre los 64 codones y los 20 aminoácidos se debe a la redundancia del código genético y al hecho de que determinados codones representan instrucciones como "Inicio" y "Paro".)

En la síntesis de proteínas los aminoácidos especificados por la secuencia de codones a lo largo del gen van siendo añadi-

LA VARIABILIDAD GENETICA DENTRO DE UNA ESPECIE resulta evidente en los patrones de coloración de los élitros (primer par de alas) de la mariquita asiática *Harmonia axyridis*, como se ilustra en la figura de la página opuesta. *H. axyridis*, especie indígena de Siberia, Japón, Corea y China se presenta en cierto número de variantes discretas con distinta distribución geográfica. La variante *signata-19 (tres filas superiores)* tiene muchas formas con manchas negras sobre fondo amarillo, e incluso se presentan algunos individuos completamente negros; la variante *aulica (cuarta fila)* presenta un gran par de manchas amarillas sobre fondo negro; la variante *axyridis (quinta fila)* presenta manchas que varían en cuanto a color desde el amarillo anaranjado hasta el naranja pálido y la variante *spectabilis (sexta fila)* tiene manchas rojas sobre un fondo negro. La distribución geográfica de las poblaciones de esta especie es bastante precisa: Siberia centrooccidental está habitada por una población, casi uniforme, de fondo negro *axyridis*. Más hacia el este, las poblaciones se hacen más variables, incrementando la frecuencia de formas con fondo amarillo como *signata*. El morfo rojo sobre fondo negro *spectabilis* sólo se encuentra en Extremo Oriente. Se cree que los diversos patrones de coloración vienen determinados por una serie de formas variantes del mismo gen. Aunque este tipo de variabilidad discreta y sorprendente (llamado polimorfismo) es raro, en todas las especies actuales se observan formas más sutiles de variabilidad. Además, las poblaciones naturales presentan grandes reservorios de variabilidad velada o escondida, que les permite adaptarse a medios cambiantes.





"DOGMA CENTRAL" de la genética molecular. Afirma que la información genética fluye del ADN al ARN mensajero, y de éste a las proteínas. Los genes son segmentos relativamente cortos de las largas moléculas de ADN existentes en las células. La molécula de ADN presenta un código lineal formado por cuatro tipos de bases nucleotídicas: adenina *(A)*, citosina *(C)*, guanina *(G)* y timina *(T)*. El código se expresa en dos pasos: en primer lugar, la secuencia de nucleótidos de uno de los filamentos de la doble hélice de ADN se transcribe a un solo filamento complementario de ARN mensajero (que tiene las mismas bases que el ADN, con la salvedad de que se sustituye la timina por otra base, muy semejante a ella denominada uracilo, *(U)*. A continuación, se traduce el ARN mensajero a proteína mediante moléculas complementarias de ARN de transferencia, que van añadiendo aminoácidos de forma sucesiva a la cadena en crecimiento, al tiempo que el ribosoma se va desplazando a lo largo del filamento de ARN mensajero. Cada aminoácido especifica por un "codón".

dos uno por uno a la cadena en crecimiento. Una vez se han unido los aminoácidos que constituyen la proteína, ésta adopta espontáneamente una forma tridimensional específica, y comienza a funcionar como un enzima, como un componente estructural o con alguna otra misión biológica. Las características y el comportamiento de los organismos dependen, en último término, de la secuencia de aminoácidos de sus proteínas constituyentes, y la evolución consiste en gran parte en la sustitución progresiva de un aminoácido por otro.

La reciente comprensión de la naturaleza química del gen ha permitido visualizar la mutación a nivel molecular. Puede considerarse que una mutación es un error en la replicación del ADN antes de que éste sea traducido a proteína. Dicho error se halla a menudo confinado a la

PRIMER NUCLEOTIDO DEL ARN	SEGUNDO NUCLEOTIDO DEL ARN *U*	*C*	*A*	*G*	TERCER NUCLEOTIDO DEL ARN
URACILO *(U)*	FENILALANINA	SERINA	TIROSINA	CISTEINA	*U*
	FENILALANINA	SERINA	TIROSINA	CISTEINA	*C*
	LEUCINA	SERINA	PARO	PARO	*A*
	LEUCINA	SERINA	PARO	TRIPTOFANO	*G*
CITOSINA *(C)*	LEUCINA	PROLINA	HISTIDINA	ARGININA	*U*
	LEUCINA	PROLINA	HISTIDINA	ARGININA	*C*
	LEUCINA	PROLINA	GLUTAMINA	ARGININA	*A*
	LEUCINA	PROLINA	GLUTAMINA	ARGININA	*G*
ADENINA *(A)*	ISOLEUCINA	TREONINA	ASPARAGINA	SERINA	*U*
	ISOLEUCINA	TREONINA	ASPARAGINA	SERINA	*C*
	ISOLEUCINA	TREONINA	LISINA	ARGININA	*A*
	INICIO/METIONINA	TREONINA	LISINA	ARGININA	*G*
GUANINA *(G)*	VALINA	ALANINA	ACIDO ASPARTICO	GLICINA	*U*
	VALINA	ALANINA	ACIDO ASPARTICO	GLICINA	*C*
	VALINA	ALANINA	ACIDO GLUTAMICO	GLICINA	*A*
	VALINA	ALANINA	ACIDO GLUTAMICO	GLICINA	*G*

NEUTROS · AROMATICOS · BASICOS · ACIDOS · CON AZUFRE

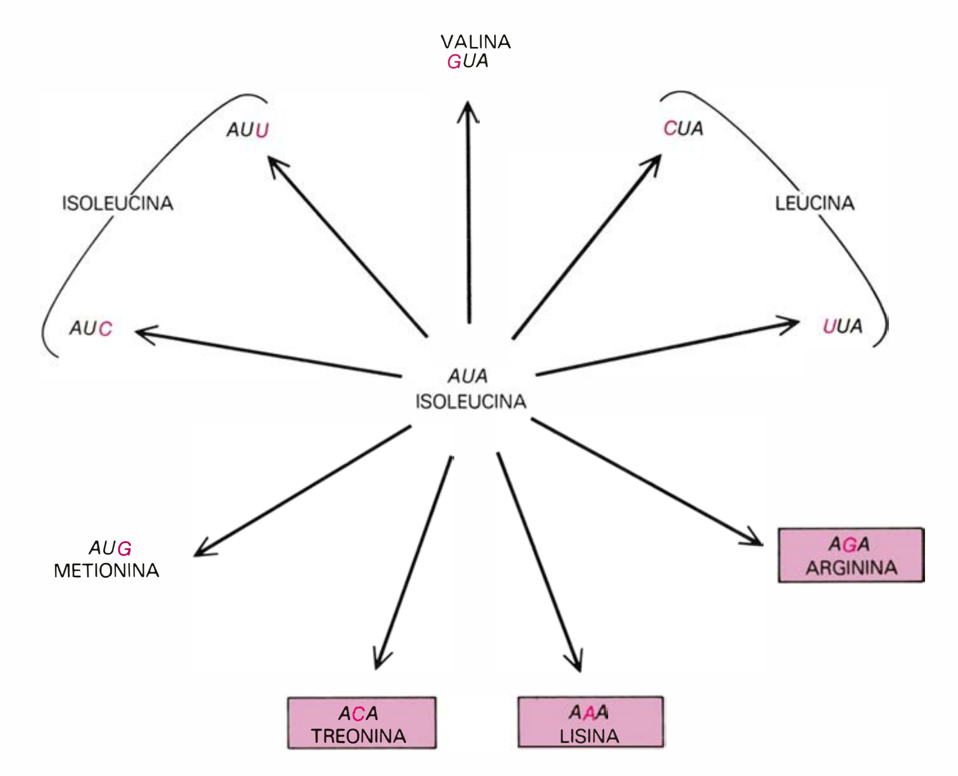
DICCIONARIO DEL CODIGO GENETICO, tabulado aquí en el lenguaje del ARN mensajero. El código es universal: todos los organismos, desde la más humilde bacteria hasta el hombre, utilizan el mismo conjunto de codones de ARN para especificar los mismos 20 aminoácidos. Además *AUG* sirve como codón "de inicio", que señala el comienzo del ARN mensajero transcrito, y *UAA*, *UAG* y *UGA* sirven como codones "de paro", que señalan el final del fragmento transcrito y hacen que la proteína, ya completada, se desprenda del ribosoma. El código es muy redundante, entendiendo por ello que varios codones especifican un mismo aminoácido. A pesar de todo, determinadas mutaciones puntiformes (sustituciones de un par de nucleótidos del ADN por otro) pueden cambiar un codón de modo que especifique un aminoácido distinto. En la tabla se han agrupado con el mismo color aquellos aminoácidos con propiedades químicas similares. Las mutaciones puntiformes que provocan la sustitución de un aminoácido por otro del mismo grupo (mutaciones "conservadoras") generalmente dan lugar a cambios sutiles en la estructura y función de la proteína. Por el contrario, las mutaciones puntiformes que provocan la sustitución de un aminoácido por otro de un grupo distinto pueden dar lugar a cambios más drásticos en la proteína. Debido al agrupamiento de aminoácidos de tipo similar, la mayoría de mutaciones puntiformes dan lugar a sustituciones conservadoras y, por tanto, a cambios minúsculos en las proteínas que forman.

sustitución de un par de nucleótidos por otro par (mutación puntiforme), y puede dar lugar a la sustitución de un aminoácido por otro en la proteína especificada por dicho gen. Las mutaciones puntiformes que provocan la sustitución de un aminoácido se denominan mutaciones erróneas; las que convierten el codón de un aminoácido en un codón de "paro" se denominan mutaciones sin sentido. Otras mutaciones pueden suponer la inserción de un nucleótido en la molécula de ADN o la delección de un nucleótido de la misma; estas mutaciones pueden tener efectos más amplios al desplazar la "pauta" de lectura de la secuencia de nucleótidos y pueden provocar varias sustituciones erróneas o sin sentido. Si estas mutaciones del ADN se producen en las células germinales del organismo, se transmitirán a la generación siguiente.

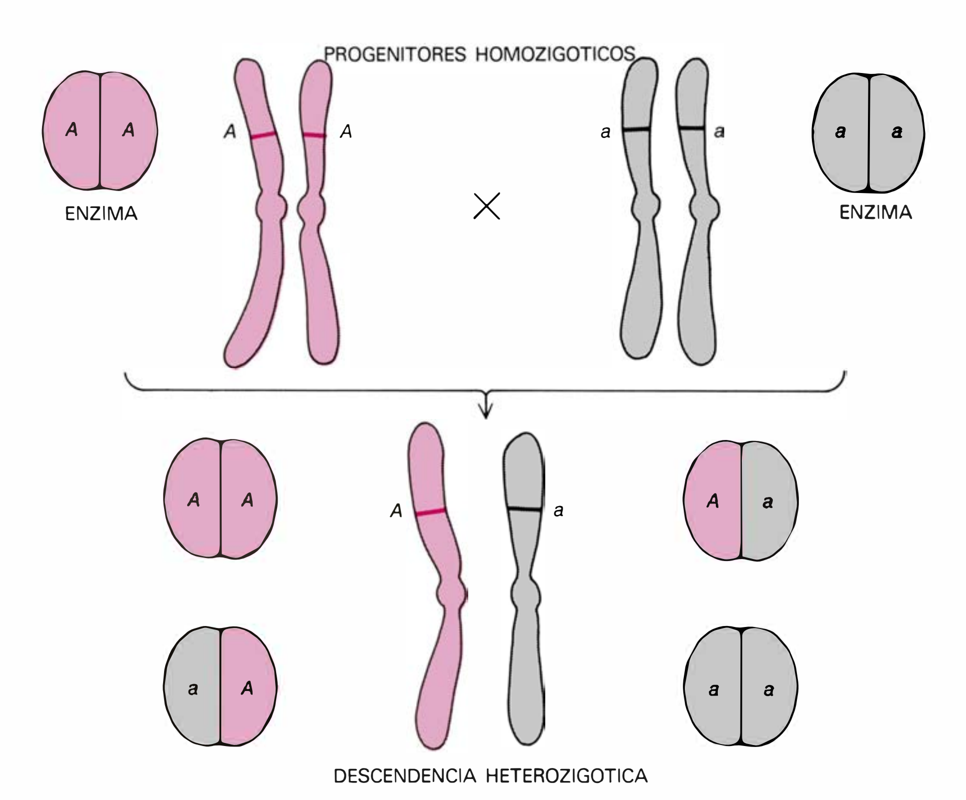
La evolución, además de los cambios provocados en la estructura de los genes por mutación, implica cambios en la cantidad y en la organización de éstos. Un ser humano presenta en cada célula una cantidad de ADN muy superior a la de nuestros antepasados unicelulares de hace mil millones de años. Los incrementos (o decrementos) evolutivos del material hereditario se producen sobre todo mediante duplicaciones (o delecciones) de segmentos de ADN; a continuación, los segmentos duplicados pueden evolucionar para cubrir funciones nuevas, mientras que los segmentos preexistentes conservan la función original.

Las fuerzas que originan las mutaciones génicas operan aleatoriamente, en el sentido de que las mutaciones genéticas se producen sin que exista ninguna relación con su futura adaptabilidad al ambiente. En otras palabras, un individuo mutante no tiene una probabilidad de aparecer en un ambiente en el que sería favorecido mayor que en otro ambiente en el que sería seleccionado en contra. Si aparece un mutante favorecido, puede considerarse que presenta una "preadaptación" a ese ambiente determinado: no apareció como respuesta adaptativa sino que más bien resultó ser adaptativo una vez que ya había aparecido.

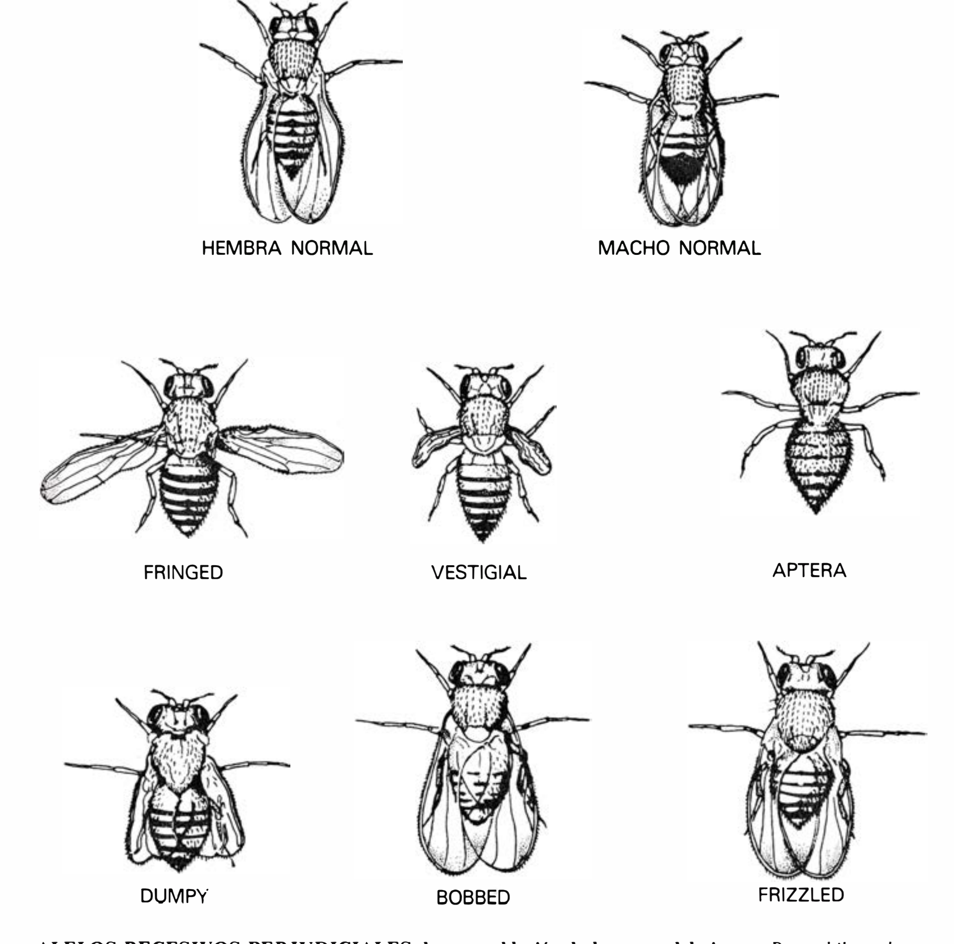
Una población constituida por varios millones de individuos presentará probablemente algunas mutaciones por generación en prácticamente todos los genes de la población. No obstante, las mutaciones que dan lugar a cambios importantes en las características físicas del organismo es poco probable que resulten ventajosas. Como por lo general una población se halla bien adaptada a su ambiente, los cambios importantes suelen ser poco adaptativos, de la misma manera que resulta poco probable que un gran cambio aleatorio en



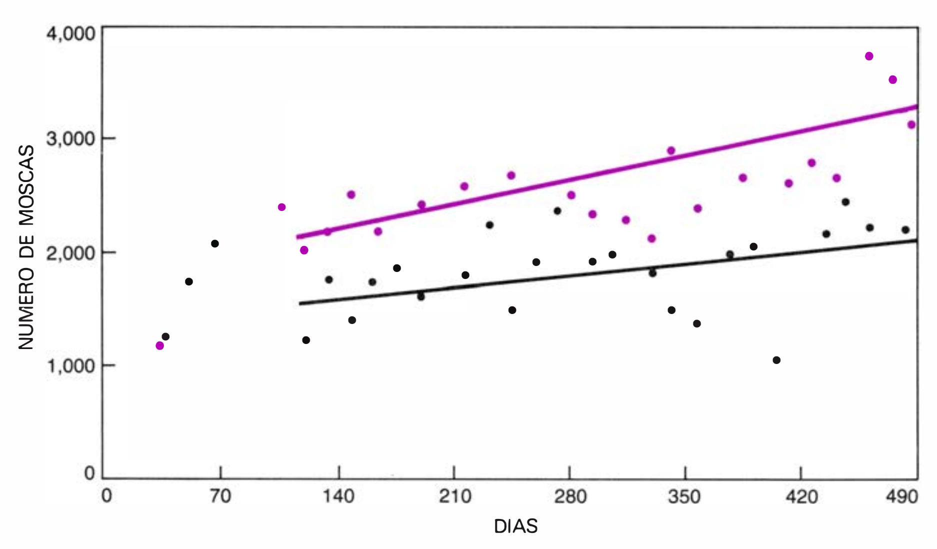
LAS MUTACIONES PUNTIFORMES se producen aleatoriamente durante la replicación de las moléculas de ADN. Pueden ser inducidas por la radiación ionizante, por temperaturas elevadas y por no pocos productos químicos o bien pueden producirse espontáneamente a través de otros procesos. Este diagrama muestra que las sustituciones en la primera, segunda o tercera posición del codón del ARN mensajero del aminoácido isoleucina pueden dar lugar a nueve codones nuevos que codifican un total de seis aminoácidos distintos. (A causa de la redundancia del código genético algunas mutaciones puntiformes no provocan cambio de aminoácido.) Los codones (que constan de tres bases contiguas de ARN) situados en los recuadros especifican aminoácidos con propiedades químicas que difieren mucho de las propiedades de la isoleucina.



LOS ALELOS son variantes génicas que se encuentran en los cromosomas en posiciones específicas denominadas loci. En el presente diagrama, el individuo de la izquierda presenta el alelo *A* en un locus determinado de los dos cromosomas homólogos. El individuo de la derecha presenta un alelo distinto, *a*, en el mismo locus en los dos cromosomas homólogos. Como estos individuos poseen dos copias del mismo alelo se denominan homozigotos. Cuando se crucen, la descendencia poseerá una copia de cada alelo, por lo que serán heterozigotos. Como cada alelo codifica una proteína ligeramente distinta, puede inferirse la heterozigosis a partir de la presencia de dos variantes de una proteína determinada en un solo individuo. En este caso, por ejemplo, el enzima codificado por el locus está constituido por dos cadenas proteicas idénticas que se combinan espontáneamente. Cada uno de los homozigotos producirá o bien la forma *AA* o la *aa* del enzima, mientras que el heterozigoto producirá las formas *AA*, *aa* y *Aa*. (Ilustración de George V. Kelvin).



ALELOS RECESIVOS PERJUDICIALES de una población de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*. Dieron lugar a los graves defectos anatómicos que aquí se observan. Estos alelos nocivos (creados originalmente en el laboratorio por radiación ionizante) sólo se expresan cuando se hallan en homozigosis; en heterozigosis suelen mostrarse velados. Se reveló su existencia cruzando entre sí individuos emparentados de modo que muchos alelos perjudiciales se hicieron homozigóticos y pudieron expresarse. Tales alelos se mantienen en las poblaciones con frecuencias bajas; pueden hacerse ventajosos al cambiar el ambiente.



EFECTO DE LA VARIABILIDAD GENETICA sobre la tasa de evolución, demostrado por el autor en unos experimentos realizados con *Drosophila serrata*. Se estudiaron dos poblaciones de la especie: una procedente de una sola cepa y la otra resultante del cruzamiento de dos cepas, por lo que tenía aproximadamente el doble de variabilidad genética. Se colocaron ambos tipos de población en botellas cerradas durante 25 generaciones en condiciones de intensa competencia por el alimento y el espacio vital, situación que fomenta un rápido cambio evolutivo. Aunque tanto la población simple como la mezclada se fueron adaptando cada vez más a las condiciones de laboratorio, como lo pone de manifiesto el incremento de la población en un período determinado de tiempo, la tasa promedio de incremento de la población mezclada *(en color)* resultó casi el doble de la tasa de la población formada por una sola cepa *(en negro)*. Cuanto mayor es la variabilidad almacenada en una población, más preparada estará para adaptarse a un nuevo ambiente.

la construcción de un reloj (la eliminación de un resorte o la adición de un engranaje) mejore su funcionamiento. Según parece, la mayoría de cambios evolutivos se producen por acumulación gradual de mutaciones ínfimas (análogas a apretar un tornillo), acompañadas por transiciones lentas en las características físicas de los individuos de la población.

Las moléculas de ADN del núcleo de las células superiores se hallan asociadas a proteínas y se encuentran empaquetadas en unos cuerpos densos, denominados cromosomas. El número de cromosomas existentes en el núcleo celular difiere de una especie a otra: ocho en la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*, 20 en el maíz, 24 en el tomate, cuarenta en el ratón doméstico, 46 en el hombre y 48 en la patata. Las transposiciones de segmentos de cromosomas, cada uno de los cuales comprende cientos o miles de nucleótidos, pueden dar lugar a una reorganización importante del material hereditario. El número total de cromosomas puede incrementar por duplicación o puede reducirse por fusión. Puede perderse un segmento de un cromosoma y puede también insertarse un fragmento extraordinario; puede separarse un segmento, invertirse y volverse a insertar. Puede transferirse un segmento de un cromosoma a otro y pueden intercambiarse fragmentos distintos. Todas estas aberraciones cromosómicas alteran la organización de los genes y aportan la materia prima para los cambios evolutivos.

De los 46 cromosomas de cada célula humana, 23 son copia de los que se han originado en el espermatozoide paterno y los otros 23 son copia de los que se han originado en el óvulo materno. Los genes se presentan, por tanto, en parejas, uno en un cromosoma materno y el otro en el correspondiente cromosoma paterno o cromosoma homólogo. Se dice que los dos genes de cada pareja ocupan un locus o posición determinada en cada uno de los dos cromosomas homólogos. Existe, por ejemplo, un locus en un par de cromosomas homólogos que codifica el color de los ojos. Cada cromosoma puede contener muchos miles de loci génicos.

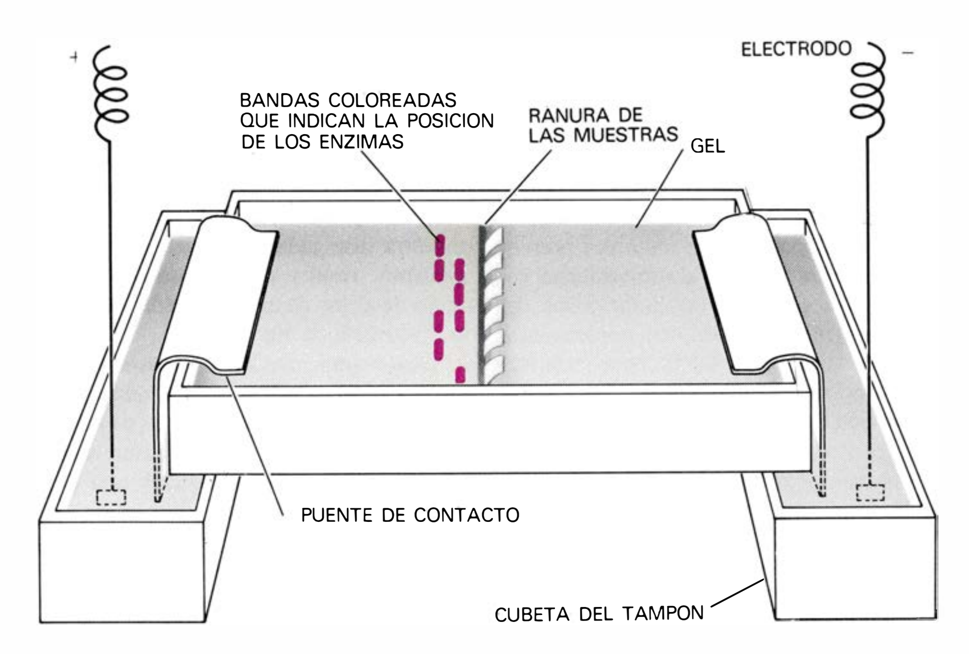
Un gen en un locus determinado puede presentar formas variantes denominadas alelos. En una población grande pueden existir varios alelos en un locus, aunque sólo puede haber dos en un individuo. Cada alelo surge por mutación de un gen preexistente, y puede diferir del mismo en una o en varias partes de la secuencia de nucleótidos. Cuando ambos alelos de un locus determinado son idénticos en los cromosomas homólogos de un individuo, se dice que el individuo es homozigótico

para dicho locus; cuando ambos alelos son distintos se dice que el individuo es heterozigótico para dicho locus.

La variabilidad hereditaria, reflejada por la existencia de múltiples alelos en una población, constituye claramente un prerequisito para el cambio evolutivo. Si todos los individuos de un población son homozigóticos para el mismo alelo de un locus determinado, no puede darse evolución en dicho locus hasta que no surja un nuevo alelo por mutación. Si, por el contrario, existen dos o más alelos en una población, la frecuencia de un alelo puede incrementar a expensas de la del otro o de los otros como consecuencia de la selección natural. El valor selectivo de un alelo no se halla evidentemente fijado. El ambiente es variable en el espacio y en el tiempo; en determinadas condiciones se ve favorecido un alelo y en condiciones diferentes se ve favorecido otro alelo. Una población con cantidades considerables de variabilidad genética puede, por tanto, protegerse frente a futuros cambios del ambiente.

Experimentos realizados en el laboratorio han demostrado que, cuanto mayor es la variabilidad genética de una población, mayor es su tasa de evolución. En un experimento se cultivaron dos poblaciones de la mosca del vinagre *Drosophila* de modo que una de las poblaciones tuviera inicialmente doble variabilidad genética que la otra. A continuación se permitió que las poblaciones evolucionasen en el laboratorio durante 25 generaciones con una competencia muy intensa por el alimento y el espacio vital, condiciones que tienden a estimular los cambios evolutivos rápidos. Aunque ambos tipos de población evolucionaron, adaptándose mejor al ambiente del laboratorio de una forma gradual, la tasa de evolución era sustancialmente superior en la población que presentaba inicialmente una variabilidad mayor.

La pregunta acerca de la cantidad de variabilidad existente en las poblaciones naturales presenta un interés central para los biólogos, ya que determina en gran medida la plasticidad evolutiva de una especie. No obstante, la tarea de estimar la variabilidad genética es difícil, ya que en cada generación se halla velada gran cantidad de variabilidad que no se expresa en caracteres manifiestos. La razón de esto es que, en un individuo heterozigótico para un locus dado, un alelo generalmente es dominante y el otro es recesivo, es decir, en el estado heterozigótico sólo se expresa el alelo dominante. Si un ser humano presenta un alelo dominante que determina el color marrón de los ojos y un alelo recesivo que determina el color azul, el individuo tendrá los ojos de color marrón y quedará velado el hecho de que presenta un alelo que determina el color azul de los ojos.



LA ELECTROFORESIS EN GEL es un método que permite estimar la variabilidad genética de las poblaciones naturales mediante el examen de las variantes proteicas elaboradas por los distintos individuos. En primer lugar se homogeiniza una muestra de un tejido de cada uno de los organismos que se intentan analizar para que así se liberen las proteínas existentes en el tejido; las proteínas se colocan en un gel de almidón, de agar o de poliacrilamida. A continuación, se somete el gel con las muestras de tejidos a una corriente eléctrica, generalmente durante algunas horas. Cada proteína de la muestra se desplaza (migra) en un sentido y a una velocidad que depende de su carga eléctrica neta y del tamaño de la molécula. Una vez terminada la electroforesis se trata el gel con una solución química que contenga un sustrato específico para el enzima que se está estudiando, así como una sal. El enzima cataliza la conversión del sustrato en el producto que, luego, se acopla con la sal dando bandas coloreadas en los lugares hasta donde ha migrado el enzima. Como los enzimas especificados por alelos distintos pueden presentar distinta estructura molecular y distinta carga, puede determinarse la composición genética de cada individuo para el locus génico que codifique un enzima determinado a partir del número y de la posición de las bandas electroforéticas.

Esta variabilidad velada puede ponerse de manifiesto cruzando organismos experimentales con parientes próximos. Cuando se efectúan estos cruzamientos consanguíneos, algunos de los alelos recesivos escondidos en el estado heterozigótico se harán homozigóticos y entonces se expresarán. Por ejemplo, la consanguinidad intensa de moscas del vinagre ha puesto de manifiesto que poseen varios alelos recesivos que, cuando el locus es homozigótico, da lugar a la expresión de caracteres muy anormales (verbigracia, alas extraordinariamente cortas, quetas deformadas, ceguera y otros defectos graves).

Los experimentos de selección artificial han suministrado otro indicio de la magnitud de la variabilidad genética en las poblaciones naturales. En tales experimentos se elige, como progenitores de la generación siguiente, a aquellos individuos de la población que presentan la máxima expresión de un carácter determinado deseable desde el punto de vista comercial. Si un mejorador de plantas quiere incrementar la producción de una variedad de trigo, cada generación seleccionará aquellas plantas con la máxima producción y utilizará las semillas de las mismas para establecer la siguiente generación. Si la población seleccionada cambia a lo largo de las generaciones en el sentido de la selección practicada, se hace evidente que las plantas originales poseían un reservorio de variabilidad genética respecto al carácter seleccionado.

En efecto, los cambios obtenidos por selección artificial son a menudo enormes. En un grupo de gallinas "White Leghorn" la producción de huevos incrementó desde 125,6 huevos por gallina y por año en 1933 hasta 249,6 huevos por gallina y por año en 1965: ¡un incremento de casi el 100 por ciento en 32 años! La selección también puede practicarse con éxito en sentidos opuestos. Por ejemplo, la selección en una variedad de maíz por elevado contenido en proteína incrementó el contenido en proteína desde el 10,9 al 19,4 por ciento, mientras que la selección por contenido bajo en proteína redujo el contenido proteico del 10,9 al 4,9 por ciento. La selección artificial ha tenido éxito al crear gran número de caracteres deseables, desde el punto de vista comercial, en especies domesticadas como el ganado vacuno, cerdos, corderos, aves de corral, maíz, arroz y trigo, así como en animales experimentales como la mosca del vinagre, con la que se ha llevado a cabo selección artificial para más de 50 caracteres

distintos. El hecho de que la selección artificial tenga éxito casi siempre que se intente, indica que en las poblaciones existe variabilidad genética para todas las características del organismo, prácticamente.

Este tipo de pruebas sugirió a los biólogos que las poblaciones naturales presentan una gran cantidad de variabilidad genética. No obstante, las limitaciones del análisis genético tradicional impidieron a los investigadores, hasta hace relativamente poco, determinar de manera precisa la cantidad de variabilidad existente. Considérese lo que haría falta para saber qué proporción de genes de un individuo son heterozigóticos. Resulta casi imposible estudiar cada locus génico a causa de la magnitud del trabajo, pero si pudiese obtenerse una muestra insesgada de todos los genes de un organismo, sería factible extrapolar los valores observados en dicha muestra a la población como un todo. En efecto, los que efectúan sondeos de opinión son capaces de predecir con bastante precisión cuántos millones votarán en una elección presidencial en los Estados Unidos, basándose en una muestra representativa de alrededor de 2000 personas: el 0,001 por ciento de la población. Continúa persistiendo el problema de que con las técnicas mendelianas es imposible obtener una muestra insesgada de todos los genes de un individuo, debido a que los análisis de la genética clásica (mediante cruzamiento de individuos con caracteres distintos) sólo detectan aquellos loci que son variables (que tienen alelos distintos). Como no había forma de detectar los loci invariantes, resultaba imposible obtener una muestra realmente aleatoria de todos los genes.

La revolución de la biología molecular en las dos últimas décadas proporcionó la solución a dicho dilema. Como muchos genes codifican proteínas, puede inferirse la variabilidad del material genético a partir de la variabilidad existente en las proteínas producidas por los individuos. Si una proteína determinada es invariante en los individuos de una población, el gen que codifica dicha proteína también es probablemente invariante; si la proteína es variable, entonces el gen también es variable. Seleccionando cierto número de proteínas que representen una muestra insesgada de los genes de un organismo, resulta posible estimar el número de alelos de una población, así como la frecuencia de los mismos.

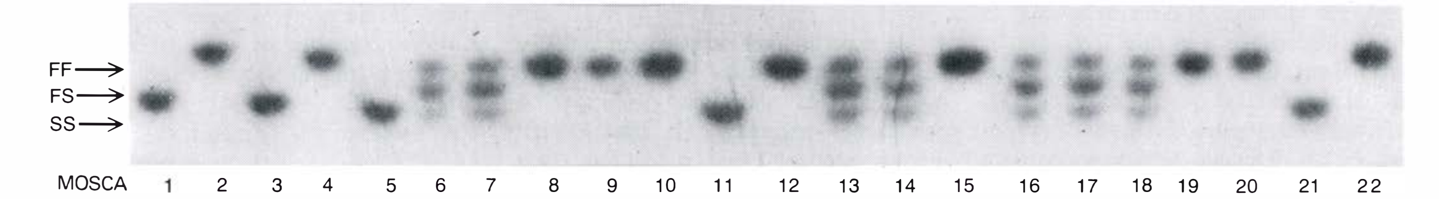
Desde comienzos de los años cincuenta los bioquímicos saben cómo determinar la secuencia de aminoácidos de las proteínas, si bien generalmente se necesitan varios meses o años para secuenciar una proteína, sin tener en cuenta los miles que haría falta secuenciar para obtener una muestra estadísticamente válida. Afortunadamente existe una técnica sencilla, la electroforesis en gel, que permite estudiar la variabilidad proteica, invirtiendo únicamente una cantidad moderada de tiempo y de recursos. Desde finales de los años sesenta se ha venido explotando esta técnica para estimar la variabilidad genética en diversas poblaciones naturales.

En la electroforesis en gel se deposita tejido homogeinizado o sangre de varios individuos en un gel formado por almidón, polímero sintético acrilamida o alguna otra sustancia capaz de suministrar una matriz homogénea. Cuando se hace pasar corriente eléctrica a través del gel, las proteínas del tejido migran a una velocidad que viene determinada de forma primaria por la carga eléctrica de los aminoácidos que la constituyen (aunque también puede influir en la migración el tamaño y la conformación de la proteína). La electroforesis es tan sensible que puede detectar proteínas que sólo difieren en un aminoácido de un total de varios centenares, siempre que la sustitución de un aminoácido por otro dé lugar a un cambio en la carga eléctrica total de la molécula.

Las proteínas elaboradas por distintos individuos de una población se comparan haciéndolas correr en posición contigua en el gel durante un determinado intervalo de tiempo. Una vez las proteínas han migrado, se determina la posición de las mismas aplicando una tinción específica para la proteína que se estudia, que generalmente es un enzima. Como cada cadena de aminoácidos de una proteína (algunas proteínas están formadas por más de una cadena) es el producto de un solo gen, este tipo de estudio permite al investigador estimar qué número de loci de una población presentan múltiples alelos y cuántos son invariantes. Generalmente se examinan unos 20 loci, a fin de tener una medida aproximada de la variabilidad en las poblaciones naturales. La heterozigosis constituye una medida útil de la variabilidad: se trata de la proporción promedia de loci para los que un individuo de la población presenta dos alelos.

Las técnicas electroforéticas fueron aplicadas por primera vez para estimar la variabilidad en poblaciones naturales en 1966, año en que se publicaron tres estudios, uno acerca del hombre y los otros dos sobre *Drosophila*. A partir de entonces se han venido estudiando numerosas poblaciones y cada año se estudian muchas más. Una investigación reciente se centró en el crustáceo *Euphausia superba*, organismo que abunda en las aguas próximas al Antártico y que constituye la principal fuente de alimento de las ballenas. Se examinó un total de 36 loci génicos que codifican distintos enzimas en 126 individuos. No se detectó variabilidad en 15 de los loci, pero en los 21 loci restantes se encontraron dos, tres o cuatro alelos distintos en la población. Con otras palabras, aproximadamente el 58 por ciento de los loci de dicha población presentaban dos o más alelos. Por término medio, cada individuo era heterozigótico en el 5,8 por ciento de los loci.

En la mayoría de las poblaciones naturales estudiadas, que abarcan 125 especies animales y ocho especies vegetales, se ha encontrado una gran cantidad de variabilidad genética. En el reino animal los invertebrados presentan generalmente más variabilidad genética que los vertebrados,



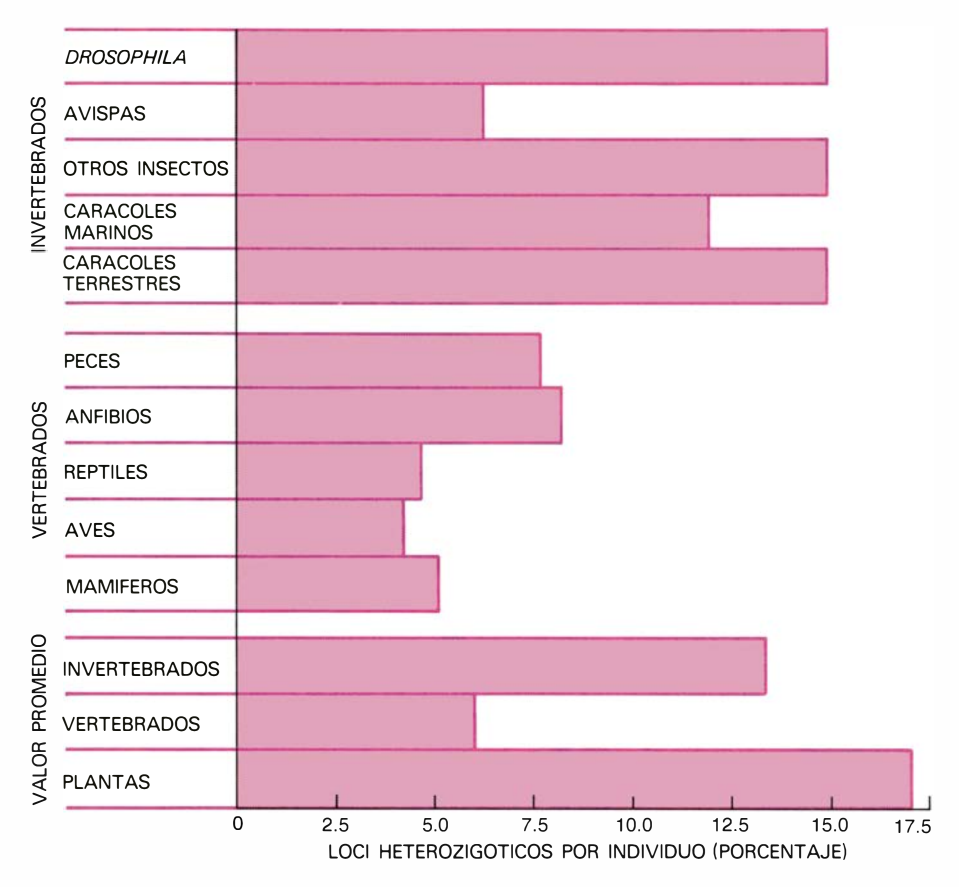
ESTE GEL ELECTROFORETICO se tiñó para la malatodeshidrogenasa, enzima implicado en la oxidación del alimento. El gel contiene muestras procedentes de 22 moscas de la especie *Drosophila equinoxialis*. En este experimento resultan evidentes dos variantes polipeptídicas (los productos proteicos de los dos alelos): un polipéptido de migración rápida (que se designa por *F*) y otro de migración lenta (que se designa por *S*). La malatodeshidrogenasa consta de dos cadenas polipeptídicas que se combinan espontáneamente tras su síntesis, de modo que los individuos homozigóticos producirán sólo una forma del enzima (ya sea *FF* o bien *SS*), mientras que los heterozigotos producirán tres formas: *FF*, *SS* y *FS* (esta última tiene una movilidad electroforética intermedia). Ello hace que los homozigotos presenten una sola banda, mientras que los heterozigotos presentan tres bandas. Este caso con únicamente dos alelos en una población constituye un ejemplo sencillo; algunos loci génicos que codifican proteínas pueden mantener cinco o más alelos en la población. (Fotografía del autor.)

aunque hay algunas excepciones. En los invertebrados, el promedio de la heterozigosis está en el 13,4 por ciento; en los vertebrados el promedio es del 6,6 por ciento. En el hombre, la heterozigosis es del 6,7 por ciento, valor muy próximo al promedio de los vertebrados. Las plantas presentan gran cantidad de variabilidad genética: la heterozigosis promedia de ocho especies es del 17 por ciento.

Estos cálculos resultan incluso más clamorosos cuando se tiene en cuenta que la electroforesis subestima la variabilidad genética. Una de las razones es la redundancia del código genético: no todas las mutaciones o sustituciones en el ADN dan lugar a cambios en la secuencia de aminoácidos de las proteínas. Además, como la electroforesis distingue entre las proteínas de diversa composición aminoacídica por su migración diferencial en un campo eléctrico, si una mutación no altera las propiedades eléctricas de la molécula, no se la detectará. Verbigracia, si un aminoácido cargado positivamente (por ejemplo, el ácido glutámico) es reemplazado en una proteína variante por otro aminoácido cargado positivamente (por ejemplo, el ácido aspártico), las dos proteínas pueden resultar indiferenciables según criterios electroforéticos. Aunque se sepa que los cálculos de la variabilidad de las poblaciones naturales obtenidos por electroforesis son estimaciones imprecisas por defecto, se sigue desconociendo la magnitud del mismo. En la actualidad hay varios laboratorios que están intentando resolver este problema al objeto de que pueda determinarse la variabilidad genética con mayor exactitud.

Sea como fuere, la variabilidad observada en las poblaciones naturales es muy superior a lo predicho por la teoría darwiniana clásica. Los individuos, en vez de ser homozigóticos para el alelo dominante en la mayoría de loci, son heterozigóticos en una proporción elevada de los mismos. Esto tiene consecuencias importantes, sobre todo para los animales que se reproducen sexualmente.

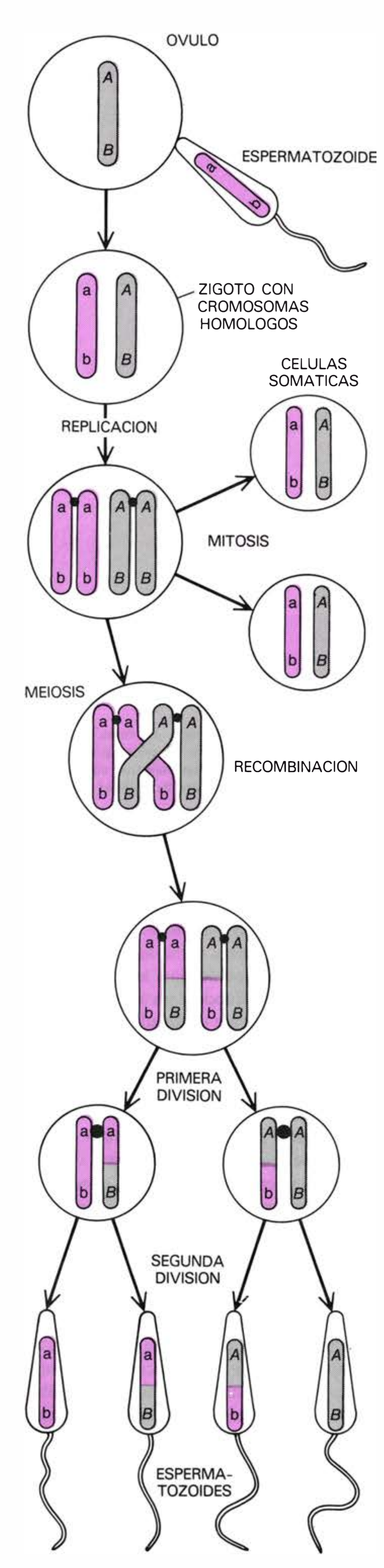
La reproducción sexual supone la fusión de dos células germinales (el espermatozoide y el óvulo en los animales) que poseen cada una un solo conjunto de cromosomas en lugar de las dos dotaciones homólogas presentes en todas las células somáticas. Las células germinales se forman mediante el proceso de la meiosis, o división reduccional, en la que el complemento normal de cromosomas se reduce a la mitad. En la primera etapa de la meiosis los cromosomas se duplican y los cromosomas homólogos se aparean. En esta etapa los cromosomas apareados pueden romperse por varios puntos e intercambiar fragmentos, proceso que recibe el nombre de recombinación. Los cromosomas resultantes son un mosaico de los cromosomas homólogos paterno y materno y presentan por tanto una combinación nueva de alelos. En la segunda etapa de la meiosis cada célula se divide dos veces para dar lugar a cuatro células germinales. Durante la primera división, los cromosomas homólogos se distribuyen aleatoriamente, de modo que en cada célula germinal hay una mezcla de cromosomas maternos y paternos.



LA CANTIDAD DE VARIABILIDAD GENETICA en las poblaciones naturales, tal como se estima mediante la electroforesis en gel, es extraordinariamente grande. Los invertebrados presentan, por lo general, una variabilidad mayor que los vertebrados, y las especies vegetales estudiadas muestran aún más. El elevado número de alelos que se mantienen en la población confieren a ésta una flexibilidad evolutiva.

La mezcla de los genes por recombinación (que genera nuevas combinaciones de alelos en el mismo cromosoma) y la distribución aleatoria (que da lugar a combinaciones nuevas de cromosomas en las células germinales) no altera por sí sola las frecuencias génicas ni provoca evolución alguna. En efecto, tal como fue postulado por primera vez e independientemente por el matemático G. H. Hardy y por el biólogo W. Weinberg en 1908, la recombinación y la distribución aleatoria no provocan cambios netos en las frecuencias de los alelos de una población. En ausencia de selección, las frecuencias génicas se mantendrán constantes de una generación a otra, situación hipotética que ha sido denominada equilibrio Hardy-Weinberg. El efecto de la recombinación y de la distribución aleatoria consiste puramente en reordenar los genes existentes en una población de modo que, en cada generación, nuevas combinaciones de alelos se vayan exponiendo a la selección natural. La reproducción sexual genera, por tanto, una enorme cantidad de diversidad genética, incrementando mucho las posibilidades de evolución y suministrando a la población una adaptabilidad a un ambiente que cambie muy superior a la de una especie asexual. Quizá radique ahí la causa de que la sexualidad sea virtualmente universal en el mundo de los seres vivos, exceptuando organismos que como las bacterias se reproducen rápidamente y existen en cantidad muy elevada, por lo que pueden incorporar mutaciones en períodos cortos de tiempo.

Resulta evidente que cuanto mayor sea la heterozigosis de los individuos de una población que se reproduzca sexualmente, mayor será el número de posibles combinaciones de alelos en las células germinales y, por tanto, en la progenie potencial. Considérese al hombre con una heterozigosis media de 6,7 por ciento. Si suponemos que en el hombre hay 100.000 loci génicos, un individuo de la especie hu-



mana será heterozigótico para alrededor de 6700 loci. Ese individuo podría producir potencialmente 2^{6700} (10^{2017}) células germinales distintas, cifra muy superior al número de átomos existentes en el universo conocido (que se ha estimado de forma aproximada en 10^{80}). Evidentemente esta cifra tan elevada de células germinales no será producida nunca por ningún ser humano, ni siquiera por toda la humanidad. De ahí se sigue que nunca han existido ni existirán dos seres humanos genéticamente idénticos (exceptuando los gemelos idénticos y otros partos múltiples a partir del mismo zigoto u óvulo fecundado). Ahí radica la base genética de la individualidad humana. Puede decirse lo mismo de cualquier otro organismo que se reproduzca sexualmente.

Parece claro, por tanto, que frente a la concepción de Darwin, la mayoría de la variabilidad genética existente en las poblaciones no surge en cada generación por mutaciones nuevas, sino por la reordenación mediante recombinación de las mutaciones acumuladas con anterioridad. Aunque la mutación sea la causa última de la variabilidad genética, constituye un suceso relativamente raro, suponiendo únicamente algunas gotas de alelos nuevos en el depósito mucho más grande de la variabilidad genética almacenada. La recombinación es en realidad suficiente por sí sola para permitir a una población que exponga la variabilidad escondida durante muchas generaciones, sin necesidad de un nuevo aporte genético mediante la mutación.

Puede concluirse que las poblaciones almacenan gran número de alelos, aun cuando no sean totalmente adaptativos en ese momento o en ese lugar; se mantienen por el contrario con frecuencias bajas en estado heterozigótico hasta que el ambiente cambia y entonces resultan súbitamente adaptativos, momento en el que su frecuencia va incrementando gradualmente bajo el influjo de la selección natural hasta que se convierten en el tipo genético dominante. ¿Pero cómo mantienen las poblaciones naturales esos enormes reservorios de variabilidad genética, necesarios para responder al ambiente cambiante? Cuando un alelo resulta localmente más adaptativo que otro, cabría esperar que la selección natural fuese eliminando gradualmente los alelos menos ventajosos en favor de los más ventajosos, hasta que todos los loci fuesen homozigóticos. La persistencia de alelos localmente desventajosos sólo puede explicarse postulando mecanismos que mantengan activamente la diversidad, a pesar de las fuerzas selectivas que tienden a eliminarla.

Uno de dichos mecanismos es la superioridad de los heterozigotos. Si el heterozigoto *Aa* sobrevive o se reproduce mejor que el homozigoto *AA* y que el *aa*, entonces ningún alelo puede eliminar al otro. El ejemplo más sorprendente de dicho mecanismo es la anemia falciforme. Esta enfermedad humana, preponderante en Africa tropical y en Oriente Medio, está causada por un alelo que da lugar a una forma variante de la hemoglobina, que es el pigmento transportador de oxígeno de los glóbulos rojos. Estudios bioquímicos han puesto de manifiesto que este carácter se debe, en última instancia, a la sustitución de un aminoácido (valina) por otro (ácido glutámico) en un punto determinado de dos de las cuatro cadenas constituyentes (con un total de casi 600 aminoácidos) de la molécula de hemoglobina. La hemoglobina anormal puede distinguirse de la forma normal mediante electroforesis. Ese ligero cambio en la estructura de la hemoglobina variante tiene efectos catastróficos: hace que las moléculas de hemoglobina formen largos filamentos en el interior de los glóbulos rojos. De ello resulta que las células se colapsan y adoptan una configuración en hoz, dando lugar a una forma grave de anemia que generalmente es fatal antes de alcanzar la edad reproductora.

Dado que el alelo falciforme es obviamente desventajoso, ¿por qué persiste en la población humana de Africa tropical con una frecuencia tan elevada como es el 30 por ciento? Resulta que los individuos heterozigóticos para el carácter falciforme se hallan protegidos frente a la forma más letal de malaria, mientras que los homozigotos normales no lo están. El heterozigoto resulta, por tanto, claramente superior a ambos homozigotos: se halla protegido frente a la malaria y no padece la anemia falciforme. En consecuencia de lo cual, los heterozigotos sobreviven y se reproducen preferentemente, y el alelo que determina la falcemia se mantiene en la población con una frecuencia elevada.

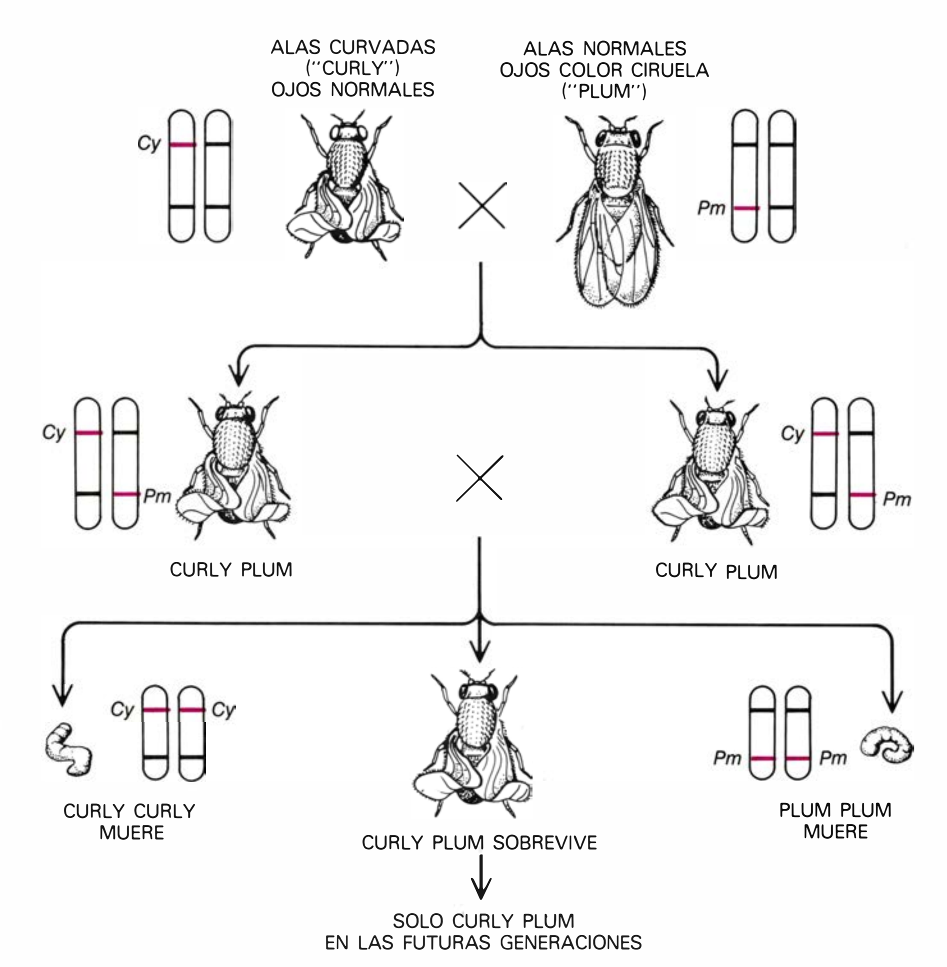
La selección también puede actuar de forma directa manteniendo múltiples alelos en la población. Si el margen de una

LOS ALELOS SE REORDENAN durante la reproducción sexual. Las células germinales se forman mediante meiosis o división reductora, a lo largo de la cual los cromosomas homólogos intercambian segmentos correspondientes, proceso que recibe el nombre de recombinación. Los cromosomas homólogos paterno y materno también se distribuyen aleatoriamente en las células germinales de modo que se crean combinaciones nuevas de alelos. Cuanto mayor es la heterozigosis de dos individuos que se aparean, mayor es el número de conjuntos posibles de alelos en las células germinales y, por tanto, en la progenie potencial. La meiosis (o división reductora) no cambia las frecuencias génicas; cada generación expone nuevas combinaciones alélicas a la selección.

especie abarca varios ambientes distintos, la selección natural diversificará el acervo de genes de tal suerte que varios alelos se hallarán adaptados de forma óptima a los distintos subambientes. Recientes trabajos de investigación han puesto de manifiesto que variantes enzimáticas (codificadas por alelos distintos) pueden diferir en su eficacia catalítica, en su sensibilidad a la temperatura, en su acidez o alcalinidad y en su respuesta a otros factores ambientales, haciendo, por tanto, que se hallen sometidas a la selección natural. Así, algunas variantes del enzima alcoholdeshidrogenasa de poblaciones de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* han resultado ser más resistentes al calor que otras variantes; las variantes resistentes al calor son más frecuentes en poblaciones de la mosca del vinagre de ambientes más cálidos que en poblaciones de ambientes más fríos. Este hallazgo suministra una prueba importante de que en algunos loci pueden mantenerse múltiples alelos mediante "selección diversificadora" en poblaciones que viven en ambientes heterogéneos. Los individuos heterozigóticos para cierto número de loci también son generalmente más fuertes y se reproducen con más éxito que los individuos homozigóticos para gran número de loci; este fenómeno se conoce como vigor híbrido. Quizá la producción, por parte del heterozigoto, de proteínas y enzimas ligeramente variantes le permite adaptarse a un margen más amplio de condiciones ambientales o bien explotar hábitats marginales.

Un cuarto mecanismo que permite que en una población se mantengan alelos múltiples es la selección dependiente de las frecuencias; en ella la eficacia biológica de dos alelos no es constante sino que cambia al hacerlo la frecuencia de los mismos. Si un alelo resulta menos ventajoso que el otro cuando presenta una frecuencia elevada, pero adquiere mayor ventaja cuando su frecuencia declina hasta un cierto nivel, la frecuencia de dicho alelo tenderá a estabilizarse aproximadamente en ese nivel.

También es posible que parte de la variabilidad observada en las proteínas represente cambios insignificantes a nivel funcional, que no alteren la supervivencia o el éxito reproductor del organismo; esas mutaciones serían selectivamente neutras. Por ejemplo, aunque se haya encontrado que algunas variantes enzimáticas (como las variantes de la alcoholdeshidrogenasa) tengan distintas características funcionales, puede suceder que otras no las tengan. En caso afirmativo, los escasos genes variantes sometidos a la selección natural podrían estar distribuidos a lo largo del cromosoma, junto con otros genes variantes selectivamente neutros. Aunque algunos alelos serían seleccionados a favor, la mayoría serían arrastrados sin ser puestos a prueba. Hasta qué punto la evolución, sobre todo a nivel molecular, no se halla sometida a la selección constituye un tema de continuo debate entre los biólogos evolucionistas.



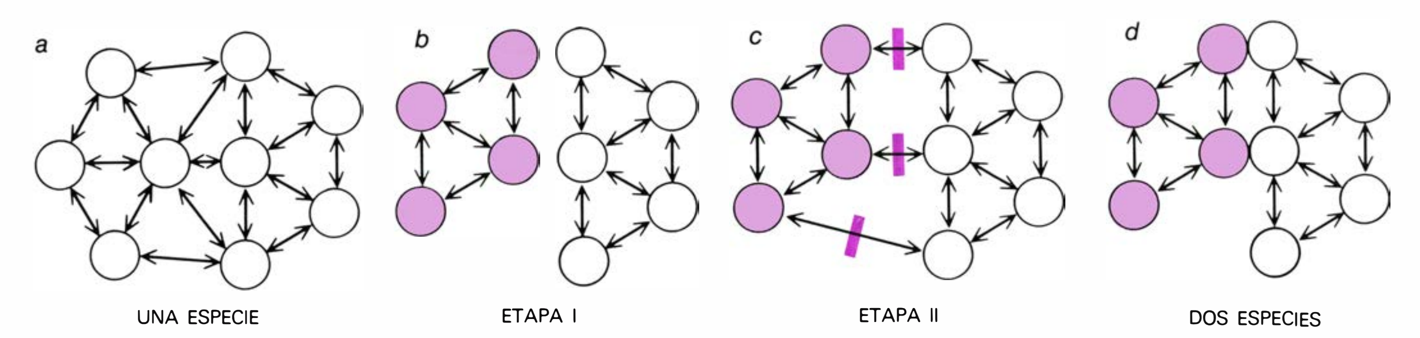
SUPERIORIDAD DE LOS HETEROZIGOTOS, que constituye una de las vías que permite a la selección natural mantener alelos perjudiciales en una población. Se muestra una situación de "letales equilibrados" en *Drosophila*, en la que tanto los homozigotos para el alelo que determina "alas curvadas" como para el alelo que determina "ojos color ciruela" mueren, no así los heterozigotos, que sobreviven. Como resultado de esto, ambos alelos letales se mantienen indefinidamente en la población con una frecuencia del 50 por ciento cada uno. En el hombre, un ejemplo menos extremo de este mecanismo lo constituye el caso del alelo que determina la falcemia y que da lugar a una forma anormal de la hemoglobina. Los individuos heterozigóticos para dicho alelo presentan una ventaja selectiva sobre ambos homozigotos debido a que no padecen la anemia falciforme (enfermedad que afecta a los homozigotos para el alelo falciforme) y a que son resistentes a la malaria (enfermedad que afecta a los homozigotos para el alelo que determina "hemoglobina normal").

El problema del lastre genético, surgido a raíz del hallazgo de la enorme cantidad de variabilidad en las poblaciones, constituye otro motivo de controversia. Si en las poblaciones se mantiene un número elevado de alelos menos eficaces por superioridad del heterozigoto, existirá una probabilidad muy elevada de que, en cada generación, un zigoto sea homozigótico en uno o más loci para un alelo desventajoso. Cabría esperar como resultado un elevado número de zigotos menos eficaces, que podría suponer una carga de mortalidad y de falta de fertilidad demasiado elevada para que la población pudiese mantenerla. Ha de recordarse, sin embargo, que cada locus no se halla sometido a la selección independientemente de los restantes, de modo que se sumarían miles de procesos selectivos como si se tratase de acontecimientos singulares. La unidad de selección es el organismo completo y no el locus cromosómico, y los alelos de los distintos loci interactúan de formas complejas para dar lugar al producto final. Como es más probable que los alelos sean puestos a prueba como miembros de grupos que como unidades aisladas, el precio pagado por mantener la variabilidad de una población es en realidad muy inferior a lo que se había creído en un principio.

Sea como fuere, es indudable que la vertiginosa cantidad de variabilidad genética existente en las poblaciones naturales suministra amplias oportunidades a la evolución. No resulta, por tanto, sorprendente que siempre que se materialice un nuevo desafío ambiental —un cambio de clima, la introducción de un nuevo depredador o de un nuevo competidor y la po-

lución provocada por el hombre– las poblaciones generalmente estén capacitadas para adaptarse al mismo.

Un ejemplo reciente muy impresionante de tal adaptación es la evolución hacia la resistencia a los pesticidas sufrida por varias especies de insectos. La historia es siempre la misma: cuando se introduce un insecticida nuevo, basta una cantidad relativamente pequeña para obtener un control satisfactorio de la plaga. Transcurrido cierto período de tiempo, sin embargo, ha de incrementarse la concentración del insecticida hasta que se torna totalmente ineficaz o no rentable económicamente. En 1947 se consignó, por primera vez, la resistencia de ciertos insectos a un pesticida, concretamente de la mosca doméstica *(Musca domestica)* en relación con el DDT. Desde entonces se ha consignado la resistencia a uno o más pesticidas en 225



LA ESPECIACION GEOGRAFICA se produce generalmente en dos etapas. En *a* se representan con círculos las poblaciones locales de una sola especie; las flechas indican que pueden producirse cruzamientos cuando los individuos de una población emigran a otra. La etapa 1 *(b)* se inicia cuando dos grupos de poblaciones se aíslan geográficamente, de modo que ya no hay intercambio de genes entre las mismas. Los grupos aislados se adaptan a las condiciones locales y van divergiendo gradualmente desde el punto de vista genético. En la etapa 2 *(c)* los individuos de las dos poblaciones aisladas vuelven a entrar en contacto. Debido a la divergencia genética entre ambos grupos, los cruzamientos entre los mismos dan lugar a descendientes inviables o estériles. La selección natural favorece, por tanto, los mecanismos prezigóticos de aislamiento que son menos costosos y que evitan el apareamiento entre los dos grupos. En *d* la especiación ya se ha completado: los dos grupos coexisten en el mismo territorio sin que lleguen a intercambiar genes y, por tanto, evolucionan independientemente.

FORMACION DE ESPECIES NUEVAS en el grupo de *Drosophila willistoni*; se ilustra mediante una serie de secciones transversales en el tiempo de las ramas que divergen filogenéticamente. Las subespecies muy similares morfológicamente de *D. willistoni* y de *D. equinoxialis* se hallan en la primera etapa de especiación. Las seis semiespecies o especies incipientes de *D. paulistorum* presentan mecanismos prezigóticos de aislamiento, hallándose, por tanto, en la segunda etapa de especiación. Cuando dos o tres semiespecies de *D. paulistorum* viven en la misma localidad, la especiación deviene virtualmente completa.

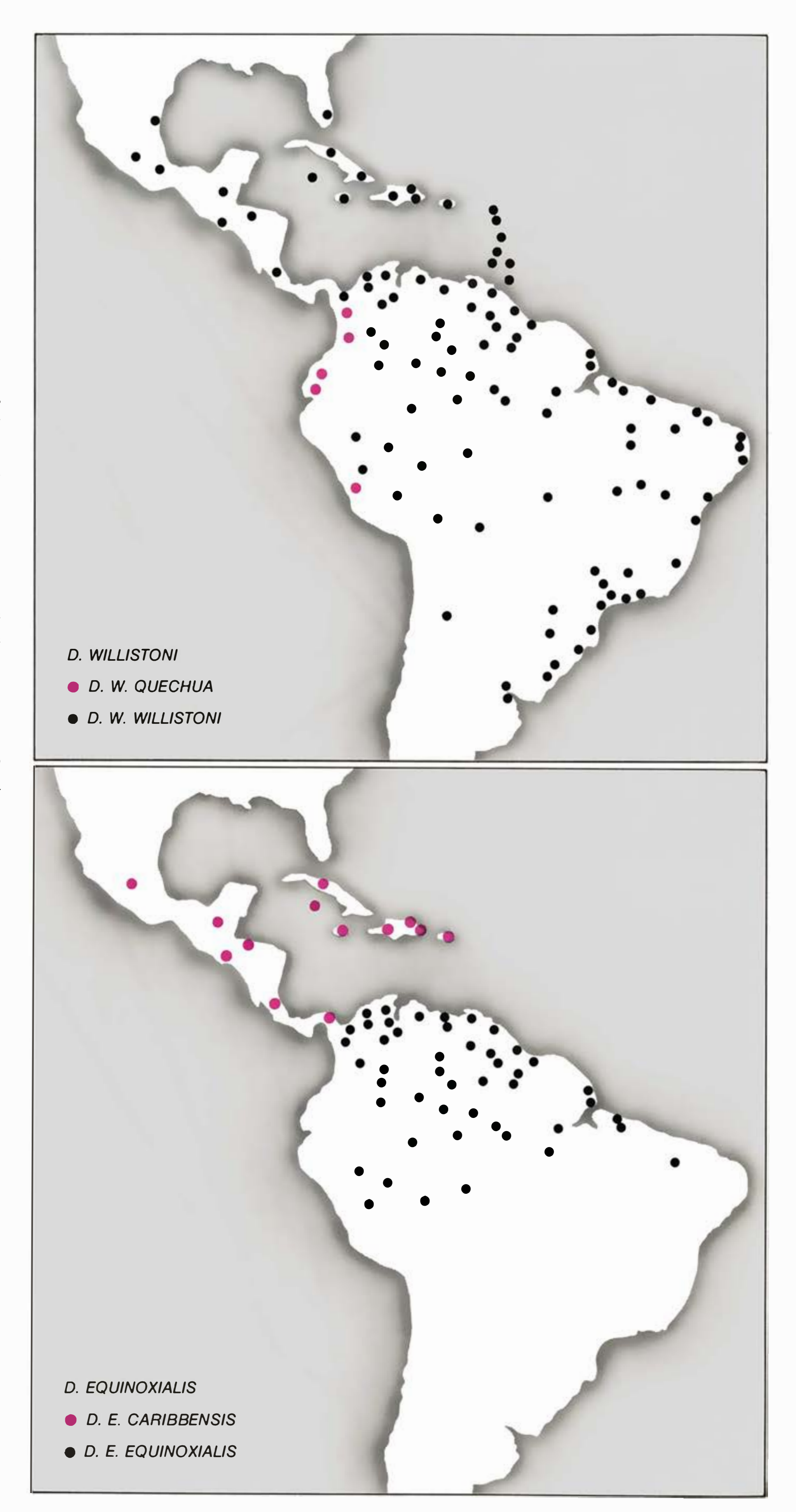
especies de insectos, por lo menos, y en otros artrópodos. Las variantes genéticas requeridas para la resistencia a los tipos más diversos de pesticidas se hallaban evidentemente presentes en todas las poblaciones expuestas a estos compuestos elaborados por el hombre.

El proceso de la evolución tiene dos dimensiones: la evolución filética y la especiación. La evolución filética consiste en los cambios graduales que se producen con el tiempo en una sola línea de descendencia; como regla general, estos cambios dan lugar a una mayor adaptación al ambiente y reflejan a menudo los cambios ambientales. La especiación tiene lugar cuando una línea de descendencia se divide en dos o más líneas nuevas; se trata del proceso que permite explicar la gran diversidad del mundo de los seres vivos.

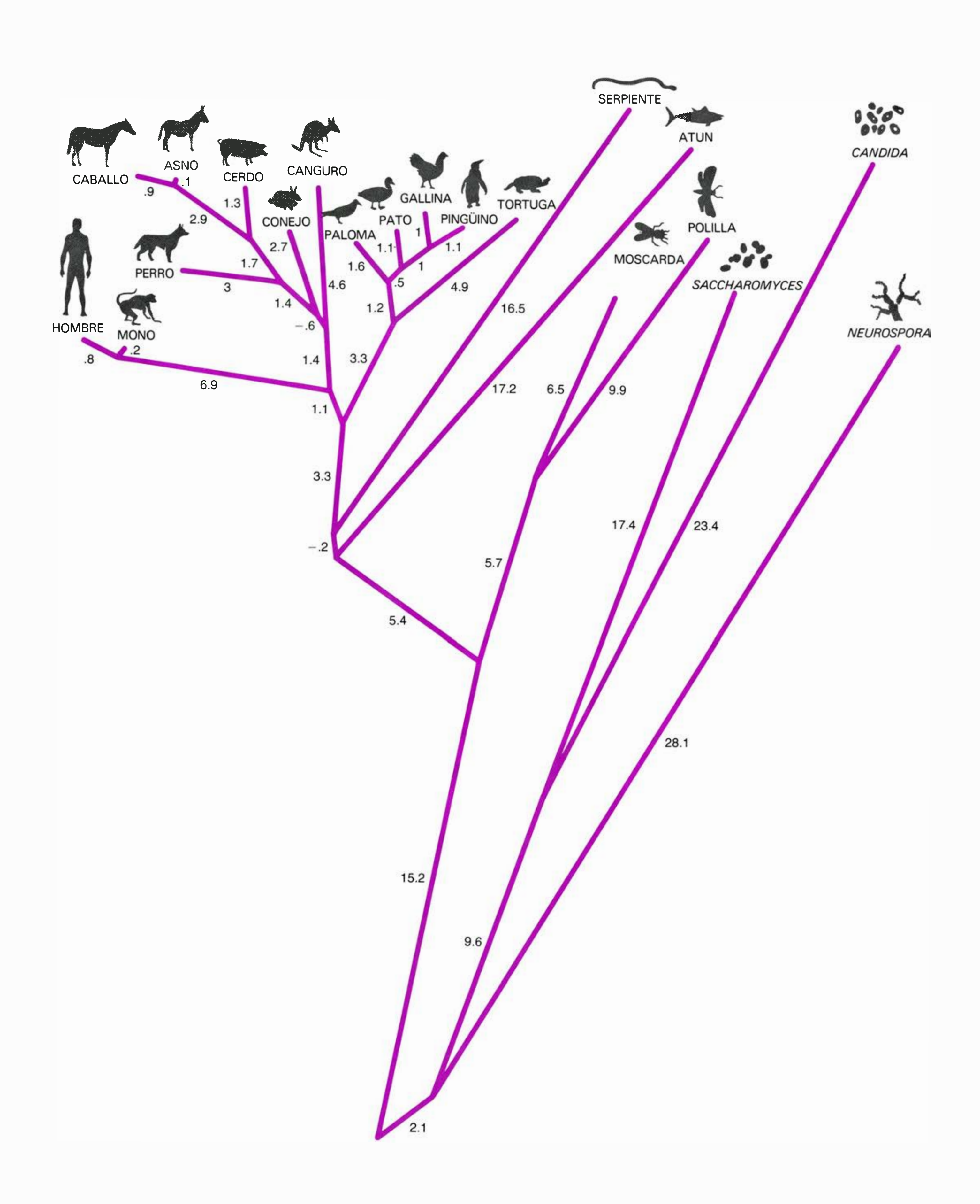
En los organismos con reproducción sexual, una especie es un grupo de poblaciones naturales que se cruzan entre sí y que se hallan aisladas reproductivamente de los restantes grupos. La incapacidad de cruzarse entre sí es importante, por cuanto hace que cada especie sea una unidad evolutiva discreta e independiente; pueden intercambiarse alelos favorables entre poblaciones de una especie, pero no pueden transferirse a individuos de otra especie. Como las especies no pueden intercambiar genes han de evolucionar independientemente.

El aislamiento reproductor de la especie se mantiene mediante barreras biológicas conocidas con el nombre de mecanismos de aislamiento reproductor. Estos mecanismos son de dos tipos: mecanismos prezigóticos, que impiden el apareamiento entre miembros de distintas poblaciones y evitan así la formación de descendencia híbrida; y mecanismos postzigóticos, que reducen la viabilidad o la fertilidad de la descendencia híbrida. Ambos tipos de mecanismos de aislamiento sirven para evitar el intercambio de genes entre poblaciones.

Los mecanismos prezigóticos de aislamiento reproductor pueden agruparse en cinco tipos principales: (1) aislamiento ecológico, en el que las poblaciones ocupan el mismo territorio, pero viven en hábitats distintos, por lo que no entran en contacto; (2) aislamiento temporal, en el que el apareamiento de animales y la floración de plantas tiene lugar en estaciones distintas o bien en distintos momentos del día; (3) aislamiento etológico, en el que la atracción sexual entre machos y hembras es débil o inexistente; (4) aislamiento mecánico, en el que se impide la copulación en el caso de animales, o la transferencia del polen en el de plantas, debido al distinto tamaño o forma de los genitales o



AISLAMIENTO GEOGRAFICO de las subespecies de *D. willistoni* y *D. equinoxiali*. *D. willistoni willistoni* vive en Sudamérica al este de los Andes, en Centroamérica, en México y en las islas del Caribe, mientras que *D. willistoni quechua* se encuentra en Sudamérica al oeste de los Andes. *D. equinoxialis equinoxialis* vive en Sudamérica, mientras que *D. equinoxialis caribbensis* habita en Centroamérica y en las Antillas mayores.



FILOGENIA GENERADA CON COMPUTADOR de 20 organismos distintos, basada en las diferencias en la secuencia de aminoácidos del citocromo *c* de cada especie, preparada por Walter M. Fitch y Emanuel Margoliash en la Northwestern University. La filogenia concuerda bastante bien con las relaciones evolutivas que se infieren a partir del registro fósil y de otras fuentes. Las cifras indicadas en las ramas de este árbol filogenético representan el número mínimo de sustituciones ocurridas en los nucleótidos en el ADN de los genes que habría podido dar lugar a las diferencias en la secuencia de aminoácidos.

bien a la distinta estructura de las flores, y (5) aislamiento gamético, en el que los gametos o células germinales masculinas y femeninas no se atraen. Los espermatozoides de los animales de sexo masculino también pueden resultar inviables en el tracto sexual de las hembras o bien el polen ser inviable en el estigma de las flores.

Los mecanismos postzigóticos de aislamiento se agrupan en tres tipos principales : (1) inviabilidad de los híbridos, en el que los zigotos híbridos no llegan a desarrollarse o bien no alcanzan al menos la madurez sexual; (2) esterilidad de los híbridos, en el que los híbridos son incapaces de producir gametos funcionales, y (3) degradación de los híbridos, en el que la descendencia de los híbridos presenta una viabilidad o fertilidad reducidas.

Todos estos mecanismos de aislamiento reproductor no actúan simultáneamente entre dos especies, por más que suelan operar dos o más. El aislamiento temporal tiende a ser más frecuente en las plantas y el aislamiento etológico tiende a ser más frecuente en los animales; pero incluso entre especies íntimamente emparentadas, operan a menudo distintos conjuntos de mecanismos de aislamiento cuando se comparan diversos pares de especies. La función evolutiva de los mecanismos de aislamiento reproductor consiste en evitar la endogamia, pero la forma en que se alcanza este objetivo depende del oportunismo de la selección natural, al actuar en el contexto de las circunstancias ambientales específicas y de la variabilidad genética disponible.

Resulta evidente que el derroche del esfuerzo reproductor es muy superior en los mecanismos de aislamiento postzigóticos que en los prezigóticos. Si se forma un zigoto híbrido que resulta inviable, se han desperdiciado dos gametos que podrían haber sido utilizados en reproducción no híbrida. Todavía es peor cuando el híbrido es viable pero estéril, ya que el derroche no sólo incluye los gametos sino también los recursos utilizados por el híbrido durante su desarrollo. El derroche es aún superior en el caso de degradación de los híbridos, ya que implica los recursos utilizados tanto por los híbridos como por la descendencia de los mismos. Aunque en el aislamiento gamético también se desperdician gametos, y en algunos otros mecanismos de aislamiento prezigóticos se consume energía en los cortejos carentes de éxito o en las copulaciones fallidas, en general los mecanismos prezigóticos son mucho menos costosos que los postzigóticos. Esta es la razón por la que siempre que entran en contacto dos poblaciones naturales ya aisladas desde el punto de vista reproductor por mecanismos postzigóticos, la selección natural favorece rápidamente el desarrollo de mecanismos prezigóticos de aislamiento.

Como las especies son grupos de poblaciones aislados reproductivamente, la pregunta de cómo surgen las especies equivale a interrogar cómo surgen los mecanismos de aislamiento reproductor. La especiación presenta generalmente dos etapas: una primera etapa en la que se inicia el aislamiento reproductor como producto secundario de la divergencia genética entre dos poblaciones, y una segunda etapa en la que se completa el aislamiento reproductor al ser favorecido directamente por la selección natural.

La primera etapa de la especiación exige que se interrumpa el intercambio de genes entre dos poblaciones de una especie, generalmente por separación geográfica (por ejemplo, la formación de una cadena montañosa entre las mismas o bien la migración de una de las poblaciones a una isla). La ausencia de intercambio de genes entre dos poblaciones les permite divergir genéticamente, al menos en una parte, como consecuencia de su adaptación a condiciones o formas de vida locales. Al irse diferenciando cada vez más genéticamente las poblaciones aisladas, pueden aparecer mecanismos postzigóticos entre las mismas, debido a que la descendencia híbrida presentaría una constitución genética no armónica y tendría, por tanto, una viabilidad o fertilidad reducidas.

La primera etapa de la especiación es por lo general un proceso gradual, y a menudo resulta difícil decidir si dos poblaciones han iniciado dicha etapa o no. La primera etapa puede ser además reversible: si dos poblaciones que han estado aisladas geográficamente durante cierto tiempo vuelven a tener áreas solapadas, es posible que las dos poblaciones vuelvan a fusionarse en una sola si la pérdida de eficacia biológica de los híbridos no es demasiado grande. Por el contrario, cuando los cruzamientos entre poblaciones den lugar a una progenie con una variabilidad o fertilidad significativamente inferior, las poblaciones iniciarán la segunda etapa de la especiación.

La segunda etapa implica el desarrollo de mecanismos prezigóticos de aislamiento, proceso que se ve favorecido directamente por la selección natural. Considérese la siguiente situación simplificada. Supongamos que para un locus determinado hay dos alelos: *A*, que favorece los apareamientos en el interior de la población, y *a*, que favorece el cruzamiento con otras poblaciones. *A* será frecuente entre la descendencia con eficacia biológica normal y *a* será frecuente entre la descen-

dencia híbrida con baja eficacia biológica. De ello resulta que la frecuencia del alelo *a* irá disminuyendo de generación en generación. La selección natural favorece, por tanto, el desarrollo de mecanismos prezigóticos de aislamiento que evitan la formación de zigotos híbridos.

Puede darse especiación sin la segunda etapa, siempre que se haya impedido el intercambio de genes entre las dos poblaciones durante un período lo bastante largo para que hayan divergido genéticamente de forma considerable. Por ejemplo, los antepasados de muchos animales y plantas que actualmente son indígenas de las islas Hawai llegaron allí desde el continente hace varios millones de años. Allí evolucionaron y se adaptaron a las condiciones locales. Aunque la selección natural no haya favorecido directamente el aislamiento reproductor entre las especies que iban evolucionando en las islas Hawai y las especies del continente, el aislamiento reproductor de muchas especies ha llegado a ser absoluto.

Las dos etapas de la especiación resultan obvias en un grupo de especies de *Drosophila*, íntimamente emparentadas, que habitan en la zona americana de los trópicos. El grupo está formado por 15 especies, seis de las cuales son muy similares morfológicamente, por lo que se denominan especies gemelas. Una de las especies gemelas, *D. willistoni*, está formada por dos subespecies (razas de una especie que habitan en áreas geográficas distintas): *D. willistoni quechua* que vive en la zona continental de Sudamérica situada al oeste de los Andes y *D. willistoni willistoni* que vive al este de los Andes y también en Centroamérica, México y las islas del Caribe. Estas dos subespecies no se encuentran juntas en la naturaleza; están separadas por los Andes, toda vez que las moscas son incapaces de sobrevivir a elevadas altitudes. Algunas pruebas han puesto de manifiesto que existe un aislamiento reproductor incipiente entre ambas subespecies, aunque el resultado depende del sentido en el que se hagan los cruzamientos.

Cuando se cruza una hembra de *willistoni* con un macho de *quechua*, tanto los machos como las hembras de la descendencia son fértiles. No obstante, si se cruza un macho de *willistoni* con una hembra de *quechua*, las hembras de la descendencia son fértiles, pero los machos son estériles. En el caso de que estas dos subespecies entrasen en contacto geográfico y se cruzasen entre sí, la selección natural favorecería el desarrollo de mecanismos prezigóticos de aislamiento reproductor, debido a la esterilidad parcial de los híbridos entre las subespecies. Las dos subespecies se hallan, por tanto, en la primera etapa de especiación.

Drosophila equinoxialis es otra especie formada por dos subespecies separadas geográficamente : *D. equinoxialis equinoxialis*, que vive en la zona continental de Sudamérica, y *D. equinoxialis caribbensis*, que vive en Centroamérica y en las islas del Caribe. Los cruzamientos efectuados en el laboratorio entre ambas subespecies siempre dan lugar a hembras fértiles y a machos estériles, independientemente del sentido del cruzamiento. Existe, por tanto, un aislamiento reproductor entre las dos subespecies de *D. equinoxialis* algo superior que entre las dos subespecies de *D. willistoni*. La selección natural a favor de los mecanismos prezigóticos de aislamiento reproductor también sería superior en el caso de *D. equinoxialis*, porque todos los machos híbridos son estériles. Pero no hay pruebas de la existencia de mecanismos prezigóticos de aislamiento ni entre las subespecies de *D. willistoni* ni entre las de *D. equinoxialis*, por lo que no puede todavía considerárselas especies distintas.

Dentro del grupo de *D. willistoni* puede encontrarse también la segunda etapa de la especiación. *Drosophila paulistorum* es una especie formada por seis semiespecies o especies incipientes. Como en el caso de *D. equinoxialis*, los cruzamientos entre machos y hembras de esas semiespecies dan lugar a hembras fértiles y a machos estériles. En aquellos lugares en los que han entrado en contacto dos o tres semiespecies, la segunda etapa de la especiación ha progresado hasta el punto de que el aislamiento etológico –el mecanismo prezigótico de aislamiento más eficaz en *Drosophila* y en otros muchos animales– es casi completo. Las semiespecies de la misma localidad no se cruzan en el laboratorio, pero las semiespecies de localidades distintas sí; la razón radica en que los genes implicados en el aislamiento etológico aún no se han extendido completamente por todas las poblaciones. Las semiespecies de *D. paulistorum* constituyen, pues, un ejemplo sorprendente de la acción de la selección natural en la segunda etapa de la especiación. Cuando el aislamiento etológico sea completo, las seis semiespecies se habrán convertido en especies completamente diferenciadas.

En las especies del grupo de *D. willistoni* puede observarse el resultado final del proceso de especiación geográfica. *D. willistoni, D. equinoxialis, D. tropicalis* y otras especies de dicho grupo coexisten en vastas zonas sin que se crucen entre sí. En la naturaleza nunca se encuentran híbridos, son extraordinariamente difíciles de

obtener en el laboratorio y siempre son completamente estériles.

La especiación constituye únicamente un paso, si bien el más fundamental, en la diversificación del mundo de los seres vivos. Una vez se haya completado el aislamiento reproductor, cada especie recién formada seguirá un curso evolutivo distinto; inevitablemente, la especie se irá diferenciando cada vez más con el paso del tiempo. Como la evolución es un proceso gradual, es probable que los organismos que comparten un antepasado común reciente se parezcan más entre ellos que los que comparten un antepasado más remoto. Esta sencilla suposición constituye la base lógica de los esfuerzos realizados para reconstruir la historia evolutiva mediante estudios comparativos de los organismos vivos, que tradicionalmente se han basado en la morfología, embriología celular, etología y biogeografía comparadas y en otras disciplinas biológicas.

La tarea de reconstruir la historia evolutiva no es ni mucho menos sencilla: las tasas evolutivas pueden variar en distintos momentos, en distintos grupos de organismos o en relación a distintas características morfológicas. Además, han de diferenciarse las semejanzas que se deben a un origen común de aquellas otras debidas a formas similares de vida, a la ocupación de hábitats parecidos o a convergencia accidental. A veces el estudio de los restos fósiles de organismos extinguidos suministra algunas guías para deducir la historia evolutiva de un grupo de especies, pero el registro fósil siempre es incompleto y a menudo falta totalmente.

En los últimos años, el estudio comparado de los ácidos nucleicos (ADN y ARN) y de las proteínas se ha convertido en una potente herramienta para reconstruir la historia evolutiva. Estas moléculas informativas conservan una cantidad considerable de información evolutiva en la secuencia de nucleótidos o de aminoácidos. Como la evolución, a nivel molecular, ocurre mediante la sustitución de un nucleótido o de un aminoácido por otro, el número de diferencias existentes en la secuencia de un ácido nucleico o de una proteína que sean equivalentes en dos especies revela, en cierto modo, el tiempo transcurrido desde el antepasado común. Una de las proteínas bien estudiadas es el citocromo *c*, proteína implicada en la respiración celular; otra es la hemoglobina.

Los estudios acerca de la historia evolutiva a nivel molecular presentan dos ventajas notables respecto a la anatomía comparada y a otras disciplinas clásicas. Consiste la primera en que la información puede cuantificarse con mayor facilidad: se sabe automáticamente el número de aminoácidos o de nucleótidos distintos, al conocer la secuencia de las unidades de una proteína o de un ácido nucleico de diversos organismos. La segunda ventaja estriba en que pueden compararse tipos muy distintos de organismos. La anatomía comparada apenas puede decirnos nada acerca de organismos tan dispares como la levadura, un pino y un pez, pero existen proteínas comunes a los tres que pueden compararse.

La secuencia de aminoácidos del citocromo *c*, por ejemplo, ha sido determinada para diversos organismos que van desde bacterias y levaduras hasta insectos y seres humanos. Como la sustitución de un aminoácido puede suponer la sustitución de uno, dos o tres nucleótidos en el codón correspondiente del ADN, puede calcularse el número máximo o mínimo de cambios de nucleótidos que dieron lugar a las sustituciones de aminoácidos observadas. Tomando como base de comparación el número mínimo de posibles diferencias de nucleótidos entre los genes que codifican el citocromo *c* en 20 organismos distintos, Walter M. Fitch y Emanuel Margoliash, de la Northwestern University, pudieron construir una filogenia de dichos organismos.

Las relaciones generales filogenéticas concuerdan bastante bien con las que se han inferido a partir del registro fósil y de otras fuentes tradicionales. La filogenia del citocromo *c* contrasta con la tradicional en varios aspectos, entre los que se incluyen los siguientes: la gallina parece poseer una relación más estrecha con el pingüino que con los patos y palomas; la tortuga, que es un reptil, está, quizá, más íntimamente relacionada con las aves que con la serpiente de cascabel, y el hombre y los monos comenzaron a divergir del resto de mamíferos antes de que el canguro marsupial se separara de los mamíferos placentarios.

A pesar de estas relaciones erróneas, resulta destacable que el estudio de una sola proteína ofrezca una representación bastante exacta de la historia evolutiva de 20 organismos distintos. Podría obtenerse una filogenia molecular más exacta de éstas y de otras especies cuando se haya determinado la secuencia de otras proteínas y ácidos nucleicos. El estudio de moléculas dotadas de información desde el punto de vista evolutivo constituye una ciencia joven que se fundó hace apenas una década. Es una forma de estudio potente que probablemente irá aportando contribuciones cada vez más importantes a nuestra comprensión de la evolución biológica.

La evolución química y el origen de la vida

Durante el transcurso de un período de mil millones de años que se inició con la formación de la tierra, la evolución llevó a la aparición de organismos unicelulares a partir de moléculas orgánicas producidas de una forma no biológica

Richard E. Dickerson

Quizás el aspecto más sorprendente de la evolución de la vida en la tierra sea la rapidez con que se llevó a cabo. Los diversos métodos, basados en isótopos radiactivos, que sirven para determinar la edad de los meteoritos rocosos, dan todos aproximadamente el mismo resultado: una edad de cuatro mil seiscientos millones de años. Si se acepta la suposición de que el sol, los planetas, los meteoritos y otros residuos del sistema solar se formaron todos, más o menos simultáneamente, a partir de la misma nube de polvo primitiva, se deduce que 4600 millones de años también es la edad de nuestro planeta. Una gran parte de la primitiva historia geológica de la tierra ha sido borrada por acontecimientos más recientes. Algunas de las rocas sedimentarias más antiguas que se conocen se encuentran en los yacimientos de Fig Tree y Onverwacht, en Africa del Sur, y datan de hace tres mil doscientos y tres mil cuatrocientos millones de años, respectivamente. En ambos sedimentos se hallan microfósiles semejantes a bacterias. Mil millones de años después de la formación de nuestro planeta, apareció en él, en algún momento, un tipo de forma viviente primitiva.

Luego, hubo de transcurrir dos veces ese intervalo para que aparecieran las células eucariotas (células provistas de núcleo) y los organismos pluricelulares. Al parecer, el paso de la materia orgánica no biológica a la vida fue más fácil de lo que uno se podría imaginar y más difícil, en cambio, el tránsito de las bacterias unicelulares hasta los organismos pluricelulares. Las últimas etapas de esta evolución son las que mejor se conocen porque se dispone de un registro fósil de resultados tangibles. Pero faltan por completo, del libro de la historia terrestre, los mil millones de páginas iniciales. No queda otro remedio que reconstituirlas a partir de la información de que se dispone sobre etapas más recientes y a partir de nuestro conocimiento de otros planetas y de los fenómenos químicos en general. Este artículo describe el modo en que diversos investigadores han intentado reconstruir la evolución de la vida a lo largo de esos primeros mil millones de años borrados.

Se ha demostrado que la mayoría de los monómeros, o moléculas sencillas, necesarias para la célula viva, pueden sintetizarse por mecanismos plausibles en las condiciones terrestres primitivas. Algunas de estas unidades monoméricas se ensamblan para constituir dos grandes clases de polímeros: los ácidos nucleicos, que representan la forma química del mensaje genético y son capaces de transmitirlo, y las proteínas, que sirven unas como materiales estructurales y otras como enzimas para la catálisis de las reacciones químicas complejas que están en la base del metabolismo y la reproducción. Más difícil es la resolución del problema que consiste en mostrar cómo pudieron los monómeros unirse entre sí para formar polímeros eficaces desde el punto de vista biológico; pero se han confirmado también varias vías plausibles. Por otra parte, unos experimentos con gotitas limitadas del exterior por una piel o superficie de tipo membrana han puesto de manifiesto que dichas gotas presentan capacidad para catalizar reacciones rudimentarias semejantes a las que se observan en las células vivas, y han demostrado la ventaja de supervivencia que representa el aislamiento del medio circundante. A pesar de todo, estamos todavía muy lejos de poder crear "la vida en un tubo de ensayo", pero hay que decir que ese no es nuestro objetivo real. Lo que pretendemos es llegar a una explicación satisfactoria, desde el punto de vista intelectual, del modo en que, paso a paso, pudieron aparecer formas vivientes a partir de la materia inanimada existente en la tierra primitiva. Y parece que hoy no estamos muy lejos de la meta.

Ahora bien, cabe la probabilidad de que la vida no surgiera precisamente en la tierra. Según la teoría de la panspermia, que tuvo una gran aceptación en el siglo XIX, la vida se habría propagado de un sistema solar a otro por medio de las esporas de microorganismos. Recientemente, Francis H. C. Crick y Leslie E. Orgel han emitido la aventurada hipótesis de que la tierra –y probablemente también otros planetas estériles– fue sembrada deliberadamente por seres inteligentes que vivían en sistemas solares cuyo grado de evolución se hallaba varios miles de millones de años por delante del nuestro. Esta sugerencia, que Crick y Orgel llaman fenómeno de panspermia dirigida, podría explicar, por ejemplo, por qué el molibdeno, cuya presencia terrestre es tan escasa, es esencial para el funcionamiento de muchos enzimas clave.

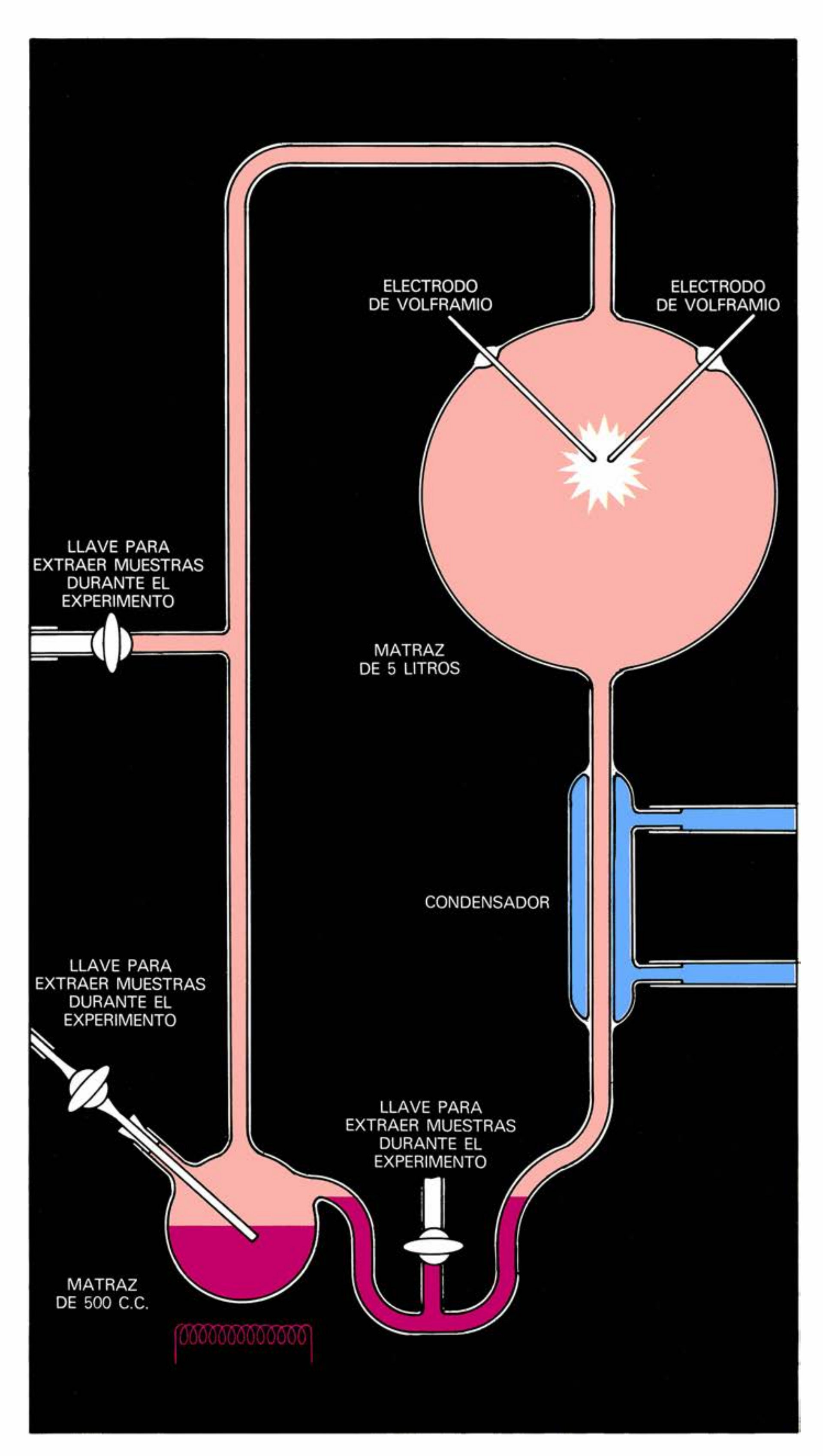
Las teorías de la panspermia no se pueden probar ni rebatir; en realidad, tampoco su discusión está directamente relacionada con el examen que aquí nos interesa. La tierra es un ambiente favorable para el tipo de vida que sobre ella se encuentra. Si este tipo de vida no sufrió su evolución inicial en la tierra, seguramente lo hizo en un planeta no muy diverso del nuestro en cuanto a su temperatura y composición. La verdadera cuestión que nos importa es ésta: ¿Cómo ocurrió la evolución de la vida en un planeta como el terrestre?

Suponiendo que la vida que encontramos en la tierra evolucionó inicialmente sobre ella, ¿cuáles eran las condiciones ambientales del planeta cuando se inició el proceso? Una cosa se sabe con seguridad: la atmósfera era pobre en, o estaba exenta de, oxígeno libre y, por tanto, no era fuertemente oxidante como hoy en día es. La materia orgánica que se debía acumular

para actuar como materia prima de la formación de la vida no hubiera sido estable en una atmósfera oxidante. Se tiende a olvidar que el oxígeno es un gas venenoso y corrosivo, peligro del que los seres humanos y otros organismos están protegidos por mecanismos químicos y físicos muy elaborados. Un gran número de bacterias y todos los seres vivientes superiores "queman" su alimento combinándolo con el oxígeno, debido a que este proceso produce una cantidad de energía mucho mayor por gramo de combustible que la que da una simple fermentación anaeróbica (sin oxígeno). Los enzimas tales como la catalasa, la peroxidasa y la superóxido dismutasa se desarrollaron con el fin de proteger, a los organismos que utilizan el oxígeno, contra sus efectos tóxicos secundarios. Las bacterias anaeróbicas carecen de estos sistemas protectores: el oxígeno les resulta, por tanto, un gas inútil y letal.

El bioquímico británico J.B.S. Haldane fue, según parece, el primero en darse cuenta de que la presencia de una atmósfera reductora, sin oxígeno libre, era una condición necesaria para la evolución de la vida a partir de la materia orgánica no viviente. La ausencia de oxígeno en la atmósfera implica que falte también la capa de ozono, en la zona alta de aquélla, que bloquea actualmente la mayor parte de la radiación ultravioleta solar. Así, la radiación ultravioleta alcanzaría, sin obstáculos entonces, la superficie del planeta y proporcionaría la energía necesaria para la síntesis de una gran variedad de compuestos orgánicos a partir de moléculas de agua, anhídrido carbónico y amoníaco. Al faltar en la atmósfera el oxígeno libre que volvería a destruirlos, estos compuestos se almacenarían en los océanos hasta que, según palabras del propio Haldane, "los océanos primitivos alcanzaran la consistencia de un caldo caliente y diluido".

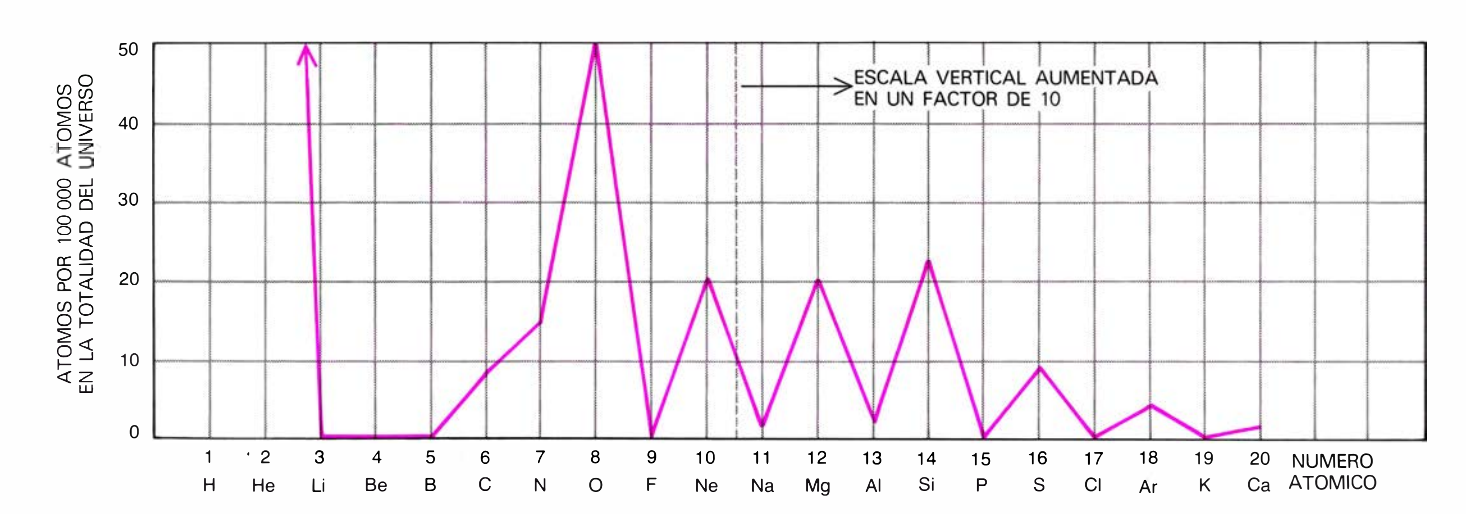
Las ideas de Haldane aparecieron publicadas en 1929 en el *Rationalist Annual*, pero prácticamente no provocaron ninguna reacción. Unos cinco años antes, el bioquímico ruso A. I. Oparin había editado una monografía corta en la que se exponían ideas similares en torno al origen de la vida, de escasa resonancia también. Los bioquímicos ortodoxos se negaban a considerar el origen de la vida como una cuestión legítimamente científica, pues estaban plenamente convencidos de que Louis Pasteur había demostrado de una vez por todas la no existencia de la generación espontánea. Su error fue no advertir que lo que Haldane y Oparin sugerían era algo muy especial: no afirmaban que la vida pueda emanar hoy en día de la materia no viviente (hipótesis que coincidiría con la teoría clásica de la gene-



SINTESIS DE COMPUESTOS ORGANICOS, lograda con éxito en un aparato diseñado por Stanley L. Miller y Harold C. Urey, de la Universidad de Chicago, en el que se simulaban las condiciones existentes en la atmósfera de la tierra primitiva. Por la llave situada en la parte media del tubo de la izquierda, introdujeron en el aparato diversas mezclas gaseosas que, se suponía, estaban presentes en la atmósfera primitiva. En el matraz de 500 centímetros cúbicos situado en la parte inferior, se hacía hervir agua para conducir a los gases por un circuito cerrado que recorría todo el aparato. En el matraz de cinco litros de la parte superior, los gases eran sometidos a una descarga eléctrica en forma de chispa (*en blanco*) simulando los aportes de energía que, también según se suponía, se daban en la atmósfera primitiva. Los diversos compuestos formados por la descarga *(véase la ilustración superior de la página 39)* se acumulaban en forma disuelta en la parte inferior del aparato. Estos experimentos, junto con los inicios de la exploración espacial en los años sesenta, despertaron el interés por el origen de la vida y la existencia de vida extraterrestre.

ELEMENTO	SIMBOLO	NUMERO ATOMICO	UNIVERSO ENTERO	TIERRA ENTERA	CORTEZA TERRESTRE	AGUA OCEANICA	CUERPO HUMANO
HIDROGENO	H	1	92,714	120	2,882	66,200	60,563
HELIO	He	2	7,185	—	—	—	—
LITIO	Li	3	—	—	9	—	—
BERILIO	Be	4	—	—	—	—	—
BORO	B	5	—	—	—	—	—
CARBONO	C	6	8	99	55	1.4	10,680
NITROGENO	N	7	15	0.3	7	—	2,440
OXIGENO	O	8	50	48,880	60,425	33,100	25,670
FLUOR	F	9	—	3.8	77	—	—
NEON	Ne	10	20	—	—	—	—
SODIO	Na	11	0.1	640	2,554	290	75
MAGNESIO	Mg	12	2.1	12,500	1,784	34	11
ALUMINIO	Al	13	0.2	1,300	6,251	—	—
SILICIO	Si	14	2.3	14,000	20,475	—	—
FOSFORO	P	15	—	140	79	—	130
AZUFRE	S	16	0.9	1,400	33	17	130
CLORO	Cl	17	—	45	11	340	33
ARGON	Ar	18	0.3	—	—	—	—
POTASIO	K	19	—	56	1,374	6	37
CALCIO	Ca	20	0.1	460	1,878	6	230
ESCANDIO	Sc	21	—	—	—	—	—
TITANIO	Ti	22	—	28	191	—	—
VANADIO	V	23	—	—	4	—	—
CROMO	Cr	24	—	—	8	—	—
MANGANESO	Mn	25	—	56	37	—	—
HIERRO	Fe	26	1.4	18,870	1,858	—	—
COBALTO	Co	27	—	—	1	—	—
NIQUEL	Ni	28	0.1	1,400	3	—	—
COBRE	Cu	29	—	—	1	—	—
CINC	Zn	30	—	—	2	—	—
			99,999.5	99,998.1	99,999	99,994.4	99,999

DISTRIBUCION de los elementos mayoritarios. Varía ampliamente según la naturaleza de la muestra. Esta tabla muestra la abundancia de los primeros 30 elementos de la tabla periódica, en número de átomos por 100.000, en la totalidad del universo, en la totalidad del planeta terrestre, en la corteza de la tierra, en el agua del océano y en el cuerpo humano. Los espacios en blanco indican que la abundancia es menor que 0,1 átomos por 100.000. Cabe resaltar que la tabla pone de manifiesto que la tierra no es, en absoluto, una muestra representativa de la presencia de los elementos en el conjunto del universo. La composición del cuerpo humano viene a ser semejante a la de todos los seres vivos. Hoy en día se sabe que son veinticuatro los elementos esenciales para el proceso de la vida: los 20 señalados en color más el selenio (número atómico 34), el molibdeno (número atómico 42), el estaño (número atómico 50) y el yodo.



REPRESENTACION GRAFICA de la abundancia de los elementos en el universo. Nos revela el predominio de los elementos cuyo núcleo tiene un número par de protones. Ello se debe a que las reacciones nucleares estelares que llevan a la síntesis de los elementos más pesados, al menos de los elementos cuyo número atómico es menor o igual al del hierro, favorecen la utilización del núcleo de helio como sillar de síntesis. El berilio escasea porque la fusión de tres núcleos de helio para la formación de carbono está más favorecida que la reacción que se detiene después de la fusión de sólo dos núcleos de helio.

ración espontánea, insostenible según Pasteur) sino que, en un principio, la vida surgió de la materia no viviente, en las condiciones que prevalecían en la tierra primitiva y en ausencia de cualquier tipo de competencia con otros organismos vivos.

Charles Darwin no andaba descarriado —la verdad es que acertaba con frecuencia en sus suposiciones— cuando escribió a un amigo en 1871: "Se ha dicho a menudo que la totalidad de las condiciones necesarias para la formación del primer organismo vivo son las que presenciamos hoy en día y que no pueden haber sido otras que las actuales. Sin embargo, si pudiéramos concebir (¡y cuán gran suposición implica este si!) la posibilidad de la formación química de un compuesto proteico, en algún estanque cálido y pequeño, que contuviera toda clase de sales fosfóricas y amónicas, que recibiera luz, calor, electricidad, etcétera, compuesto que una vez formado podría sufrir otros cambios posteriores de mayor complejidad, en las condiciones actuales este material sería devorado o absorbido al instante, lo cual no podría haber sido el caso previamente a la formación de los primeros seres vivos".

En 1952, Harold C. Urey volvió a expresar la tesis de Oparin y Haldane en su libro *Los planetas*, y tanto él como Stanley L. Miller iniciaron en la Universidad de Chicago trabajos experimentales de laboratorio para averiguar si era posible que las fuentes de energía disponibles en la tierra primitiva indujeran la síntesis de compuestos orgánicos a partir de gases que se hallaran presentes en la atmósfera primitiva. Demostraron que descargas en forma de chispa, emitidas en el seno de mezclas de hidrógeno, metano, amoníaco y agua, daban lugar a aldehídos, ácidos carboxílicos y aminoácidos. También resultaban productivas otras mezclas gaseosas que incluían al monóxido de carbono, al anhídrido carbónico y al nitrógeno, siempre que no hubiera oxígeno presente en forma libre. Estos experimentos, junto con los inicios de la exploración del espacio sobre los años sesenta, despertaron un interés general en torno al origen de la vida y a la posibilidad de la existencia de vida en otras regiones del universo.

Desde un principio, Oparin y Haldane mantuvieron puntos de vista divergentes con respecto a las condiciones iniciales de mayor importancia para la evolución de la vida, desacuerdo que subsiste hoy en día entre los teóricos del origen de la vida. Cualquier célula viva se caracteriza por dos valores: capacidad de metabolismo y capacidad de reproducción. A corto plazo, la célula sobrevive mediante la reordenación de los átomos de los compuestos que ingiere, transformándolos en moléculas necesarias para su propio mantenimiento. A largo plazo, sobrevive indirectamente, al poder reproducirse y dar lugar a una descendencia con capacidades bioquímicas similares. Pero, ¿qué se desarrolló primero, un metabolismo funcional, protegido mediante algún tipo de membrana contra la dilución y la destrucción por parte del medio circundante, o una gran molécula cuya supervivencia consistiría en realizar copias de sí misma a partir de materiales procedentes del medio ambiente? En otras palabras, ¿quién llegó antes, el "protobionte" o el "gen desnudo"? Haldane estaba a favor del segundo. En cambio, a Oparin siempre le resultaron más interesantes las reacciones químicas que se puedan dar en el interior de gotitas segregadas del medio fundamental, así como la cuestión de la competencia entre dichas gotitas para sobrevivir. (A sus 84 años, Oparin sigue investigando en Moscú, como gran patriarca del origen de la vida.) Para Oparin, el ADN y la maquinaria reproductora son tan sólo las últimas sutilezas bioquímicas que acabaron de transformar en células vivas a los protobiontes que competían entre sí desde el punto de vista metabólico.

La discusión sobre la preponderancia inicial del metabolismo sobre la reproducción (o, lo que es lo mismo, de las proteínas sobre los ácidos nucleicos) acaba por resultar tan estéril como las disputas sobre el huevo y la gallina y sobre la herencia y los factores ambientales, sostenidas antaño. Los ácidos nucleicos actuales son incapaces de replicarse sin la presencia de enzimas y no pueden sintetizarse los enzimas sin los ácidos nucleicos. A la pregunta de qué fue primero, los enzimas o los ácidos nucleicos, debe contestarse que ambos compuestos se desarrollaron en paralelo. Debió existir una evolución conjunta de los catalizadores necesarios para favorecer las reacciones que aumentaban las posibilidades de supervivencia de un determinado grupo de gotitas dentro de la sopa primitiva de Haldane y de la maquinaria de replicación que aseguraba la no pérdida de los catalizadores al romperse y dispersarse las gotitas por acción del movimiento de las olas y de otras fuerzas mecánicas. Los sistemas más antiguos no sobrevivieron porque no podían competir, por las materias primas, con los sistemas que habían adquirido ventajas recientes. Hoy en día, la catálisis enzimática y la replicación del ADN están tan interconectadas en las células vivas que resulta difícil tratar de imaginar un sistema más sencillo. Pero, como escribió el físico británico J. D. Bernal, "se ha propuesto la imagen de una molécula solitaria de ADN, en una orilla primitiva, capaz de generar todo el resto de la vida, imagen que resulta incluso más difícil de explicar que la de Adán y Eva en el Paraíso".

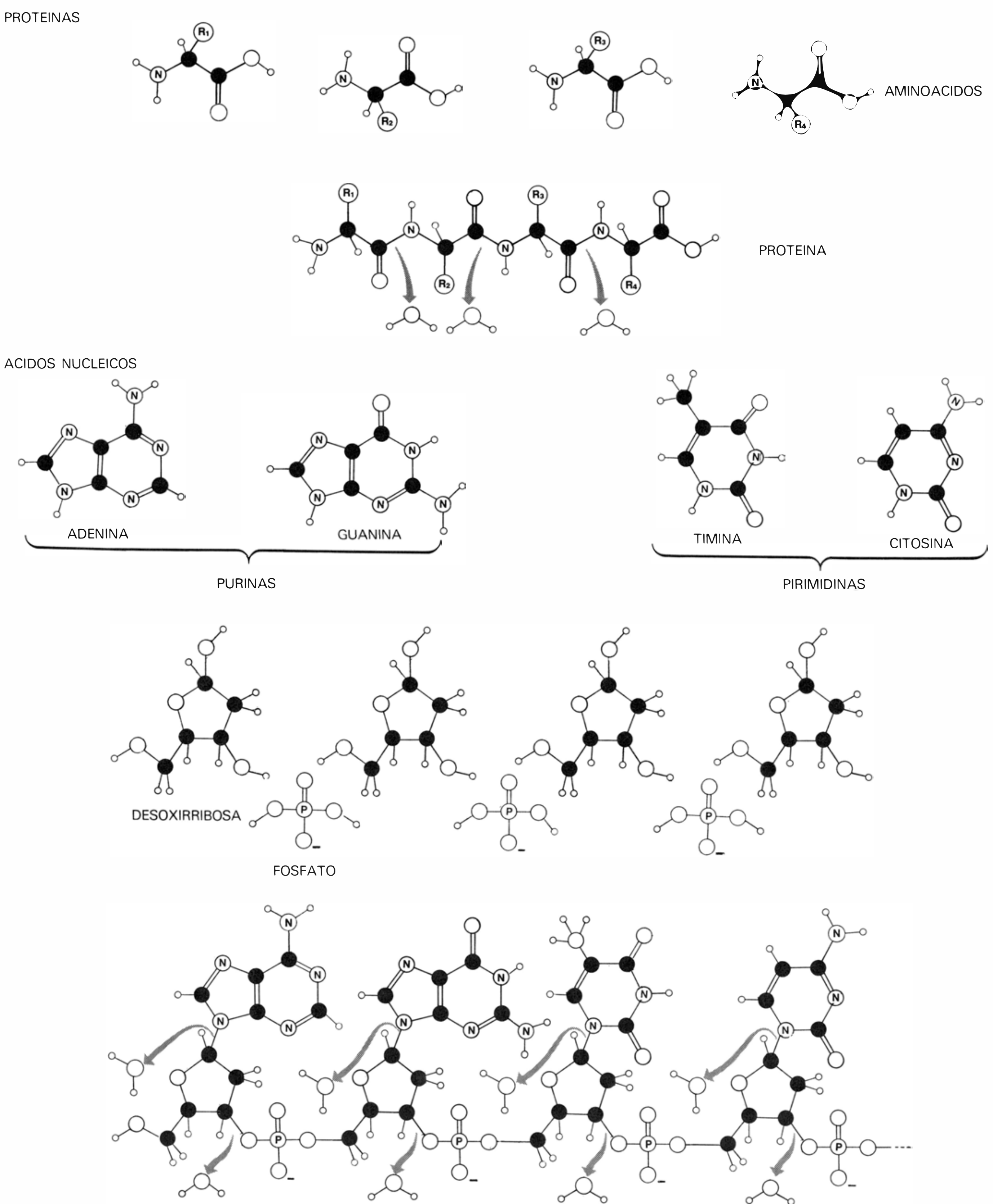


SEIS TIPOS DE ATOMOS son los que encontraremos en las moléculas de las páginas subsiguientes; esta clave nos permitirá descifrar su identificación. "Radical" remite a cadenas laterales que atraviesan una serie de reacciones sin sufrir ningún cambio.

El salto de los aldehídos y aminoácidos, formados de modo no biológico, a una célula viva es gigantesco. Una cosa es proponer posibles escenarios para el origen de la vida, y otra, totalmente distinta, demostrar que estos escenarios son efectivamente posibles e incluso probables. Los hechos sobre los que pueden basarse los estudios se limitan a un magro registro de microorganismos fósiles, una historia geológica del planeta, los experimentos de laboratorio que demuestran que las reacciones primitivas podían haber sido posibles, la prueba de la existencia de materia orgánica en el espacio extraterrestre por su detección en los meteoritos y en los espectros del polvo interestelar y, finalmente, a la esperanza de hallar vida de evolución independiente en otros planetas.

Podemos dividir el problema de la evolución de las células vivas a partir de la materia no viviente en cinco etapas: (1) la formación del planeta con una atmósfera de gases que podrían servir como materias primas para la creación de la vida; (2) la síntesis de monómeros biológicos como aminoácidos, azúcares y bases orgánicas; (3) la polimerización de estos monómeros para la constitución de las cadenas primitivas de proteína y ácido nucleico, en un medio acuoso en el que la despolimerización está termodinámicamente favorecida; (4) la segregación de gotitas de la sopa de Haldane con formación de protobiontes dotados de una química y una identidad propias, y (5) el desarrollo de algún tipo de maquinaria reproductora que sea capaz de asegurar que las células hijas adquieran las mismas capacidades químicas y metabólicas que las células paternas. Expresadas de forma concisa, estas cinco etapas plantean los problemas de las materias primas, los monómeros, los polímeros, el aislamiento y la reproducción.

El universo, considerado en su totalidad, está compuesto casi exclusivamente por hidrógeno (92,8 por ciento) y helio (7,1 por ciento), hallándose presentes

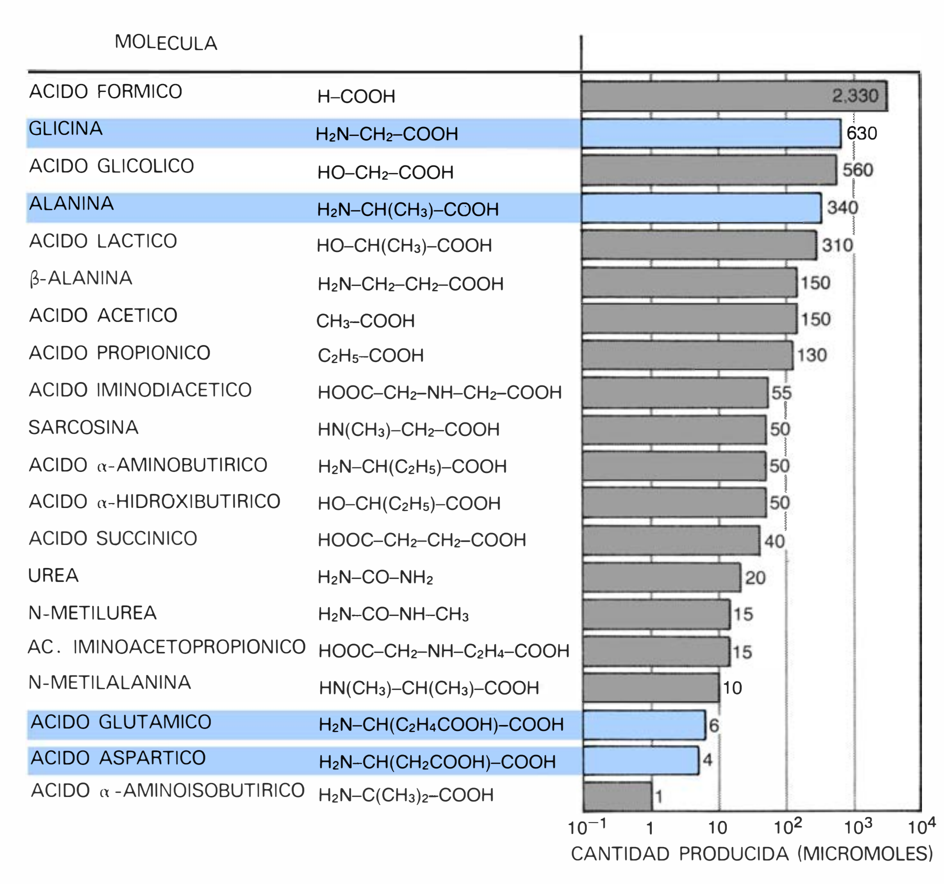


POLIMEROS FUNDAMENTALES DE LA VIDA, que son las proteínas y los ácidos nucleicos. Las proteínas son polímeros que sirven tanto de materiales estructurales como de catalizadores para la dirección del curso de las reacciones bioquímicas. Los ácidos nucleicos son polímeros que encarnan el código genético, en el que queda registrada y especificada cada una de las proteínas del organismo. El ácido desoxirribonucleico (ADN) tiene un esqueleto formado por el ensamblaje de unidades alternadas de desoxirribosa (un azúcar) y fosfato. Cada unidad de desoxirribosa se halla unida a una de entre las cuatro siguientes bases orgánicas: adenina (*A*), guanina (*G*), timina (*T*) o citosina (*C*). El código genético está escrito en secuencias de tres bases (por ejemplo *ATC, GCA*, o *GTA*) que especifican uno de los 20 monómeros aminoacídicos que pueden entrar en un polímero proteico. Por tanto, una secuencia de tripletes de bases en el ADN codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína. Las cadenas laterales que diferencian aquí un aminoácido de otro se indican mediante R_1, R_2, R_3, etcétera. Cuando se efectúa la unión de los aminoácidos en el polímero, debe eliminarse una molécula de agua en cada punto de unión, creándose así un enlace peptídico. El polímero es un polipéptido y una proteína es un polipéptido de origen biológico. La construcción de las cadenas de ácido nucleico se realizan por eliminación de moléculas de agua en los puntos de unión críticos, proceso que habría exigido unas condiciones muy especiales en la tierra primitiva.

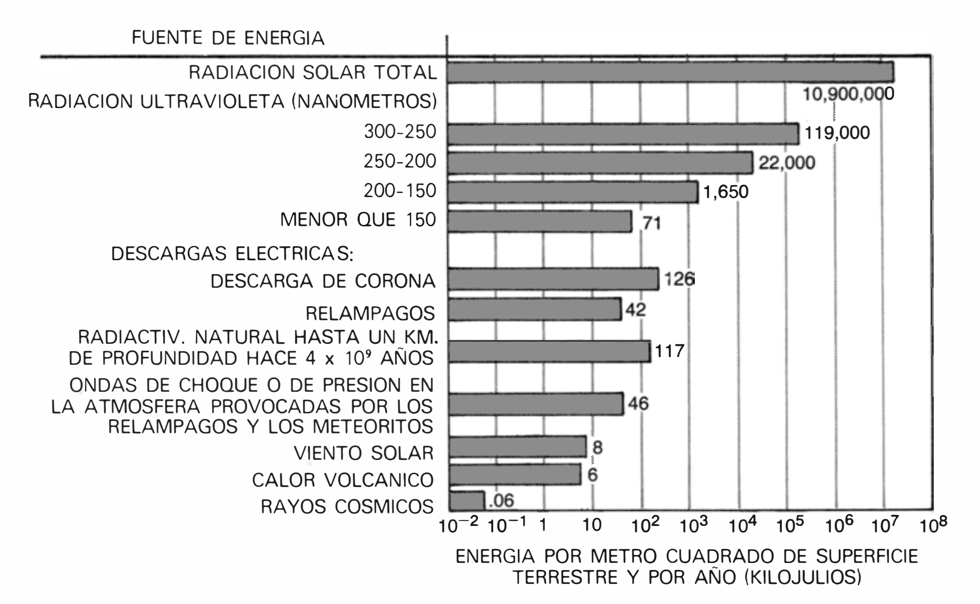
como impurezas minoritarias nitrógeno, oxígeno, neón y otros elementos. Son dos las características importantes que destacan en la ilustración superior de la página 36: la abundancia de un elemento disminuye, en general, al aumentar su número atómico (número igual al de protones presentes en su núcleo) y los átomos de números atómicos pares son más abundantes que sus vecinos de números atómicos impares. Ello se debe a que los elementos más pesados se sintetizan en el interior de las estrellas a partir de los más ligeros y que dicha síntesis, al menos para los átomos cuyo número atómico es inferior o igual al del hierro, implica la captación de partículas alfa, o núcleos de helio, los cuales poseen dos protones. Los elementos de número atómico par son más abundantes porque se hallan en la vía principal de la síntesis; en cambio, los elementos de número impar lo son menos, pues se sintetizan por reacciones laterales.

Hubo un tiempo en que se pensaba que el sol y los planetas del sistema solar se habían formado por agregación y enfriamiento de una nube de gas caliente. Ahora parece más probable que el punto de partida fuera una nube de gas frío, partículas de polvo y desechos que se habrían aplanado por rotación y habrían desarrollado un protosol o corazón concentrado en la parte central. La nube se habría calentado posteriormente por la liberación de energía de gravitación y, en menor grado, por la radiactividad natural de algunos de sus átomos. A medida que el sol se fuera concentrando en el centro de la nube giratoria aplanada, otros puntos de heterogeneidad local, situados a distancias variables del centro, se habrían agregado igualmente formando los planetas. Es probable que los planetas mayores que están más alejados del Sol (Júpiter, Saturno, Urano y Neptuno) sean una muestra representativa de la composición de la nube original, ya que su constitución, expresada en los distintos elementos, es muy semejante a la del universo en conjunto. Están formados esencialmente por hidrógeno, helio, metano, amoníaco y agua. Los planetas menores y más cercanos al Sol (Mercurio, Venus, Tierra y Marte) son más ricos en los elementos más pesados y más pobres en gases como el helio y el neón, que fueron capaces de escapar de la débil fuerza gravitacional de estos planetas.

La combinación de una gravedad baja y de una elevada temperatura condujo a una pérdida de la mayoría de los constituyentes volátiles de la tierra, que se disiparon al espacio interplanetario poco después de la condensación del planeta en un centro. La abundancia relativa del oxígeno aumentó considerablemente porque quedó prisionero en los minerales no volátiles de



MOLECULAS RELACIONADAS CON PROCESOS VITALES, obtenidas en los experimentos llevados a cabo por Miller y Urey. La lista de compuestos que aquí se expone representa moléculas que se crearon por el paso repetido, a través del matraz donde se da la chispa, de una mezcla gaseosa de hidrógeno, metano, amoníaco y agua. Originariamente, la mezcla contenía 710 miligramos, o 59.000 micromoles, de carbono en forma de gas metano, de los cuales aproximadamente un 15 por ciento se convirtió en los compuestos de la lista. Un porcentaje sustancialmente mayor del carbono se depositó en forma de un residuo alquitranoso que no pudo ser analizado. Este experimento concreto produjo cuatro de los 20 aminoácidos de en las proteínas, y se indican aquí en color. Las estructuras de los 20 compuestos formados se halla en la página 45.



POSIBLES FUENTES DE ENERGIA para la síntesis química en la atmósfera primitiva de la tierra. Estas comprenden una amplia variedad de fenómenos. Más del 98 por ciento de la energía de la radiación solar llega a la tierra en fotones, demasiado débiles como para poder formar o romper enlaces químicos. Tan sólo los fotones ultravioletas de longitud de onda menor que 200 nanómetros (menos del 1,2 por ciento de la radiación ultravioleta total) podrían haber sido eficaces en el desencadenamiento de reacciones químicas. El valor dado para la energía de las descargas eléctricas, que suma un total de 168 kilojulios por metro cuadrado de superficie y año, está calculado a partir de las condiciones meteorológicas actuales; quizá fuera mayor en la tierra. Miller que, en un principio, pensó trabajar con radiación ultravioleta, experimentó con descargas eléctricas disruptivas tras las dificultades derivadas de la colocación de ventanas en el recipiente.

la clase de los silicatos; se perdió una gran cantidad de nitrógeno, ya que los nitruros son menos estables y más fácilmente transformables en gases volátiles. En términos generales, la tierra consta de un núcleo, de hierro y níquel, y un manto, cuya composición corresponde, a grandes rasgos, a la del mineral olivino, que es un silicato ($FeMgSiO_4$). El carbono constituye tan sólo un 0,034 por ciento aproximadamente de la tierra.

La tierra se estratificó posteriormente en un núcleo, un manto y una corteza, como consecuencia del calor liberado al constituirse el planeta por acreción. Es posible que, en un principio, la superficie de la tierra fuera excesivamente caliente para que el agua permaneciera en estado líquido, pero en cuanto la temperatura cayera por debajo del punto de ebullición, el agua liberada del interior por procesos de emanación de gases (como el volcanismo) se condensaría probablemente, formando los océanos primitivos. La emanación de gases habría producido también la formación de una atmósfera secundaria compuesta por vapor de agua (procedente del agua de hidratación de los minerales), metano (CH_4), anhídrido carbónico (CO_2) y monóxido de carbono (CO) (originados por la descomposición de carburos metálicos), amoníaco (NH_3) y nitrógeno (procedentes de nitruros) y ácido sulfhídrico (SH_2) (de sulfuros). La vida se originó, presumiblemente, a partir de esa atmósfera secundaria, en un ambiente más reductor que oxidante. Como ya señaló Haldane, el oxígeno presente en la atmósfera actual lo introdujeron en ella los primeros organismos vivos que consiguieron captar energía solar para escindir moléculas de agua y fijar el anhídrido carbónico para la fabricación de glucosa ($C_6H_{12}O_6$) liberando oxígeno como producto secundario. Una vez que la vida hizo su aparición en la tierra, cambió al planeta y destruyó las condiciones que habían hecho posible su propio advenimiento.

¿Cuáles son las moléculas cuya síntesis en la atmósfera y en los océanos primitivos era necesaria para su intervención como precursoras de la vida? Entre los componentes de la lista habrían de hallarse aminoácidos para las proteínas; azúcares, fosfatos y bases orgánicas para los ácidos nucleicos; lípidos para las membranas, y un determinado número de moléculas orgánicas de función especial como las flavinas. Para que se puedan forjar las cadenas poliméricas de las proteínas y los ácidos nucleicos a partir de sus precursores monoméricos, ha de eliminarse una molécula de agua en cada punto de unión de la cadena. Por tanto, resulta difícil concebir cómo pudo tener lugar la polimerización en el medio acuoso de los océanos primitivos, dado que la presencia de agua favorece la despolimerización más que la polimerización. Tendremos que hacer frente a esta dificultad, pero veamos en primer lugar cómo surgieron los monómeros.

La formación de los monómeros a partir de los gases de la atmósfera primitiva es el paso mejor conocido actualmente, ya que las reacciones se pueden simular y estudiar en el laboratorio. En sus primeros experimentos, Miller y Urey trabajaron con una atmósfera artificial que consistía en hidrógeno y en las formas totalmente reducidas del carbono, el nitrógeno y el oxígeno: metano, amoníaco y agua. En un principio, Miller pensó trabajar con radiaciones ultravioletas en sus experimentos, pero las dificultades derivadas de la colocación de ventanas en el recipiente de reacción y de mantenimiento de su limpieza (exención de material orgánico polimerizado) lo llevaron a realizar las primeras pruebas mediante una descarga disruptiva eléctrica, simulando un relámpago.

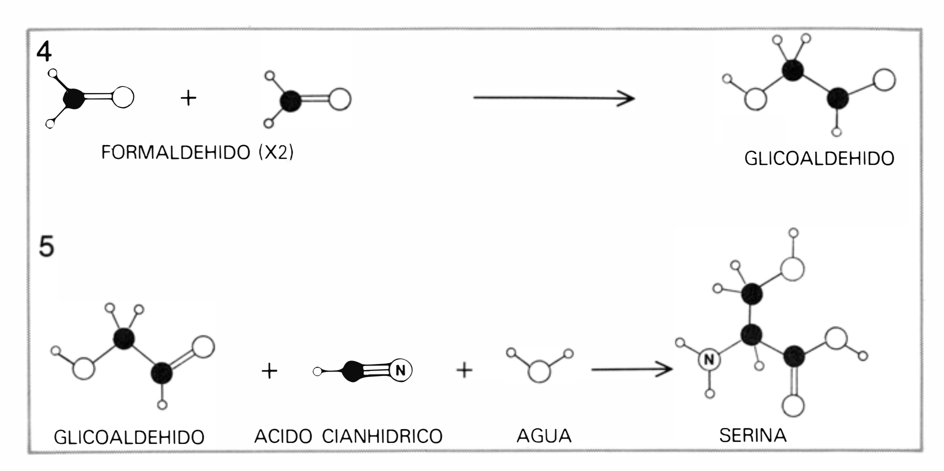
En un experimento típico, se hacían circular los gases por un circuito que los obligaba a pasar repetidamente por el lugar de emisión de la descarga, durante un período de una semana. Se obtenía un control del progreso de la síntesis mediante la toma de muestras del matraz de ebullición, muestras que luego se analizaban. Lo primero que sorprendió fue que, entre las sustancias sintetizadas, había varios aminoácidos corrientes y otras moléculas, constituyentes también de la materia viva. Desde entonces se han ensayado una infinidad de variantes del experimento, por el propio Miller y por otros investigadores, sustituyendo el metano por monóxido o dióxido de carbono, el amoníaco por nitrógeno y la descarga disruptiva por radiaciones ultravioletas. Se han logrado producir así muchos de los aminoácidos presentes en la naturaleza: leucina, isoleucina, serina, treonina, asparagina, lisina, fenilalanina y tirosina. Lo que parece estar claro es que los aminoácidos fueron relativamente fáciles de sintetizar en la atmósfera primitiva.

Conviene, sin embargo, precisar algunos extremos, que resumiremos en dos corolarios. Aunque las simulaciones produzcan muchos de los aminoácidos que se encuentran en las proteínas de los organis-

LOS PRECURSORES DE LOS AMINOACIDOS en los experimentos que simulan la atmósfera primitiva son aldehídos, ácido cianhídrico (HCN) y agua (*1*). En la reacción, *R*, que es una cadena lateral del aldehído, aparece luego como grupo lateral del aminoácido. Es probable que la reacción siga los pasos de lo que se conoce con el nombre de síntesis de Strecker (*2*). Los tres primeros pasos (*en color*), en los que se elimina el agua, podrían haberse dado en la atmósfera primitiva. Los pasos finales de hidrólisis podrían ocurrir si el aminonitrilo formado penetrara luego en el océano. Por la síntesis de Strecker se pueden formar hidroxiácidos, como el ácido láctico y el ácido glicólico, ácidos que tienen un grupo hidroxilo (OH) adicional (*3*).

mos vivos, también dan lugar a otras moléculas relacionadas, cuyo número es tan elevado o más que el de aquellos aminoácidos, pero que no están presentes en las proteínas. Por ejemplo, los experimentos del tipo de los de Miller sintetizan tres formas isoméricas de un aminoácido cuya fórmula general es $C_3H_7NO_2$: alanina, beta-alanina y sarcosina. No obstante, sólo la alanina ha sido incorporada a las proteínas por los organismos vivos. De los tres isómeros valina, isovalina y norvalina, únicamente la valina aparece en las proteínas actuales. Por otra parte, existen siete aminoácidos isoméricos, de fórmula $C_4H_9NO_2$, formados en los experimentos de descargas eléctricas, ninguno de los cuales queda designado como constituyente proteico por el código genético universal de la vida terrestre. Parece evidente que la elección de los 20 aminoácidos del código genético no fue predeterminada por la disponibilidad de un conjunto determinado de moléculas en la tierra primitiva. Uno de los temas de debate más fascinantes de la bioquímica del origen de la vida, aunque de incidencia secundaria, es el porqué fueron escogidos los 20 aminoácidos que se hallan actualmente en las proteínas, y no otros. Uno se pregunta si se darían inicios erróneos, con códigos genéticos que especificaran distintos conjuntos de aminoácidos, constituyendo líneas de desarrollo que luego morirían, quedando sin traza, por no poder competir con otras líneas más capacitadas para la supervivencia. Es muy probable que así fuera.

El otro corolario que debe apostillarse para matizar el fenómeno de la síntesis no biológica de monómeros, es que las simulaciones de reacciones prebiológicas, realizadas en laboratorio, dan lugar a números iguales de ambas formas ópticamente activas de cualquier molécula: es decir, a dos tipos de moléculas que hacen girar el plano de la luz polarizada en direcciones opuestas porque corresponden a dos configuraciones que son imágenes especulares la una de la otra. Estas moléculas se designan con los prefijos D y L, abreviaturas que significan dextro y levo e indican la dirección en que hacen girar la luz polarizada. Exceptuando algunas adaptaciones especializadas, como las paredes celulares bacterianas y los mecanismos de defensa bioquímica, todos los organismos vivos actuales incorporan tan sólo L-aminoácidos. Se ha intentado explicar de varias maneras el hecho de que quedara favorecido uno solo de los isómeros ópticos de los aminoácidos; explicaciones que van desde la estructura cristalina asimétrica de los minerales que podrían haber actuado como catalizadores de superficie hasta la polarización natural de los rayos cósmicos

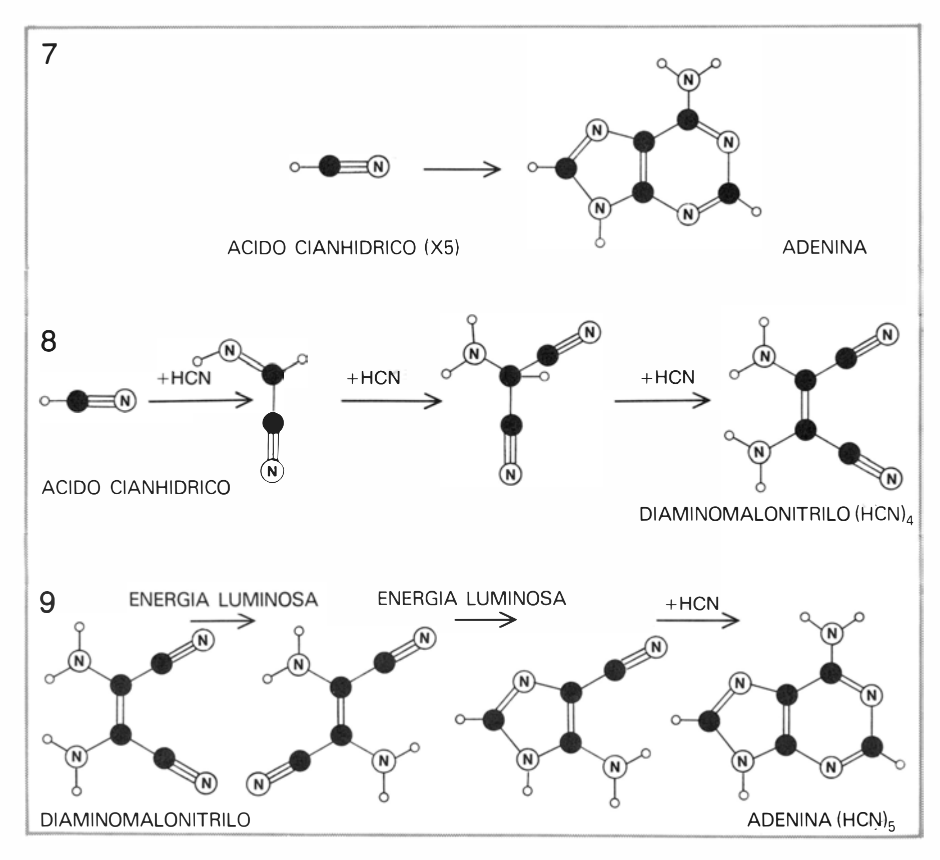


SINTESIS DEL AMINOACIDO SERINA en la atmósfera primitiva; pudo haberse iniciado mediante la condensación de dos moléculas de formaldehído para formar glicoaldehído (*4*). Luego, la síntesis de Strecker habría convertido el glicoaldehído mismo en serina, que tiene un grupo hidroxilo en su cadena lateral (*5*).

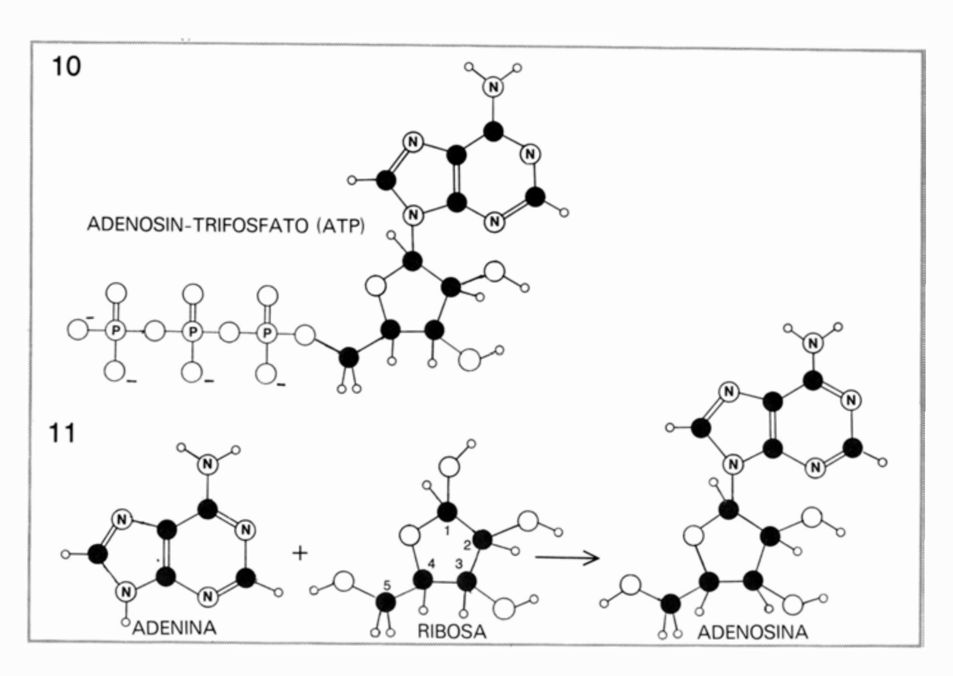
6

FORMALDEHIDO (X5) RIBOSA

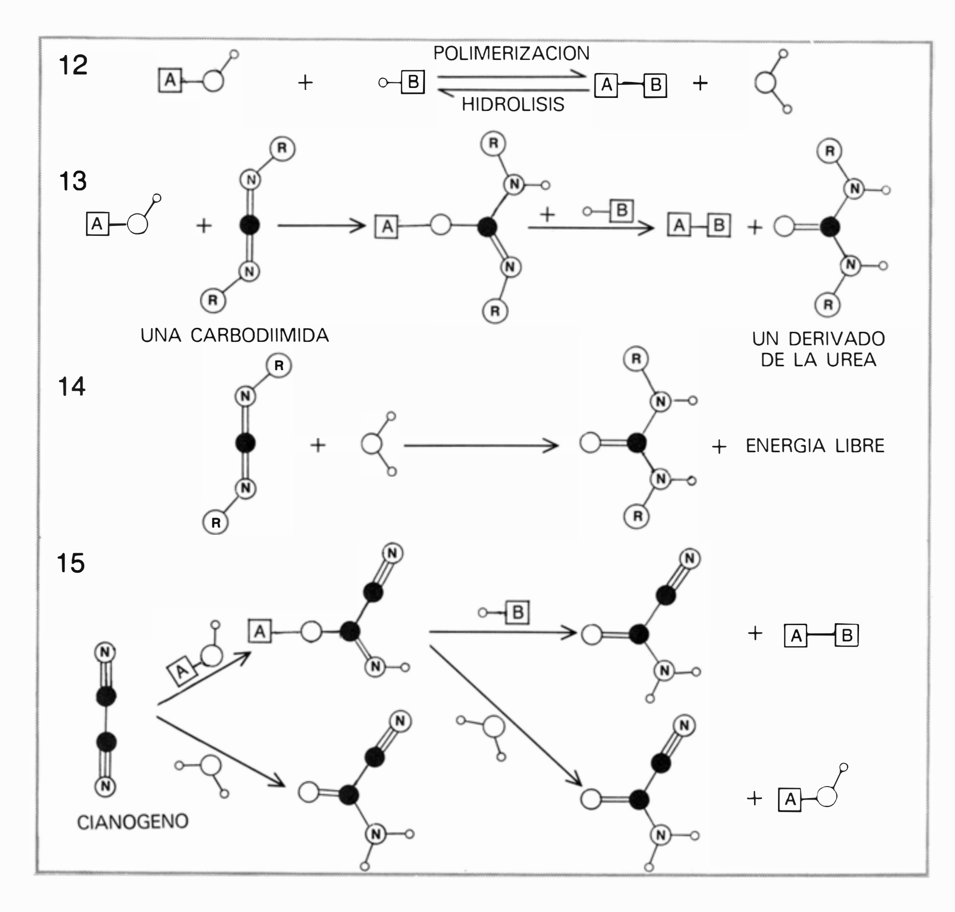
SINTESIS DEL AZUCAR RIBOSA, un constituyente de los ácidos nucleicos; se puede llevar a cabo por una reacción en varios pasos en la que cinco moléculas de formaldehído forman una molécula de ribosa.



LA ADENINA, un pentámero del ácido cianhídrico (*7*), es la más fácil de sintetizar de las cuatro bases orgánicas que sirven como unidades codificadoras del ADN. Cabe presumir que cuatro moléculas de cianhídrico se combinaron para formar un tetrámero, el diaminomalonitrilo (*8*). El tetrámero sufre una reordenación hasta configurar un anillo de cinco átomos. EL cianhídrico cerraría el segundo anillo (*9*).



ADENOSIN-TRIFOSFATO (ATP), forma fundamental de almacenaje e intercambio de energía en los organismos vivos. Se forma a partir de la adenina, ribosa y una cola de tres fosfatos (*10*). La síntesis no biológica de la adenosina presenta una dificultad especial debido a que la adenina puede unirse teóricamente a cualquiera de los cuatro carbonos de la ribosa (1′, 2′, 3′ o 5′) que llevan un grupo hidroxilo (*11*). Además, tres de estos cuatro carbonos (1′, 2′ y 3′) son asimétricos, de modo que se pueden sintetizar tanto formas alfa como formas beta de la molécula para cada uno de estos carbonos. En los organismos actuales, la adenina y la ribosa se hallan unidas en el carbono 1′ de la molécula en configuración beta. (Ilustración de Allen Beechel.)



FORMACION O ALARGAMIENTO de una cadena polimérica; exige la eliminación de los constituyentes del agua de ambos extremos de las subunidades que han de unirse. Aquí las subunidades, que pueden ser monómeros o polímeros, se han simbolizado como *A* y *B* (*12*). En presencia de agua, la reacción está favorecida hacia la izquierda, llevándose a cabo la separación de las subunidades. Para desplazar la reacción hacia la derecha, se necesita no sólo que se elimine el agua sino también que haya un aporte de energía. En la tierra prebiológica, un agente acoplador del tipo de la carbodiimida pudo haber llevado a término estas polimerizaciones (*13*). La captación de agua por la carbodiimida libera la energía libre necesaria para la reacción (*14*). No obstante, la polimerización puede quedar impedida en presencia de agua (*15*). Aquí, el el agente acoplador es el cianógeno. La reacción termodinámicamente favorecida es la de captación de agua.

y las fuerzas de Coriolis que resultan de la rotación de la tierra (las cuales difieren de un hemisferio a otro). Lo más probable es que la selección primitiva de los isómeros L, en lugar de los isómeros D, fuera principalmente una cuestión de suerte. Lo que sí sabemos es que, para actuar, los enzimas se unen por su superficie a las moléculas y que son más eficaces si se configuran para unirse tan sólo a un tipo de isómero. Durante algún tiempo pudo existir un tipo de vida, o de precursores de ésta, que se fundara tanto en L como en D-aminoácidos, en que los aminoácidos L tendrían una probabilidad del 50 por ciento de acabar siendo preponderantes.

¿Cuáles son todas y cada una de las distintas etapas químicas a través de las cuales se sintetizan los aminoácidos mediante una descarga disruptiva o por radiación ultravioleta? En la secuencia de aparición y desaparición de compuestos intermediarios en los experimentos de síntesis de una semana de duración, Miller y Urey observaron que la concentración de amoníaco disminuiría de forma continua y que sus átomos de nitrógeno aparecían primero en moléculas de ácido cianhídrico (HCN) y de cianógeno (C_2N_2), que eran, junto con los aldehídos, las primeras sustancias formadas. Los aminoácidos se sintetizaban de modo más lento a partir del cianhídrico y de los aldehídos. Esta progresión sugiere que los aminoácidos se formaron a partir de los aldehídos por un mecanismo que es ampliamente conocido por los químicos orgánicos con el nombre de síntesis de Strecker (*véanse las ecuaciones 1, 2 y 3 de la ilustración de la página 40*).

En primer lugar, el aldehído capta amoníaco y pierde agua para formar una imina; luego, la imina se une a cianhídrico y da un aminonitrilo. Estos dos primeros pasos son libremente reversibles. El aminoácido se forma finalmente mediante la hidrólisis irreversible del aminonitrilo, con adición de dos moléculas de agua y pérdida de amoníaco. En la tierra primitiva, los aminonitrilos se pudieron haber sintetizado en la atmósfera, disolviéndose e hidrolizándose posteriormente en el océano. En las aplicaciones de laboratorio de la síntesis de Strecker, la hidrólisis se lleva a cabo en soluciones que son o bien ácidas, o bien básicas, debido a que la velocidad de hidrólisis en un medio neutro es muy lenta. No obstante, en la tierra primitiva la hidrólisis se pudo prolongar sin perjuicio durante decenas de miles de años, ya que no había oxígeno libre capaz de degradar a los aminonitrilos. Los ácidos con grupos alcohólicos o hidroxiácidos también pueden formarse por la síntesis de Strecker. El formaldehído (CH_2O) puede convertirse en ácido glicólico

16

ADENOSIN-TRIFOSFATO (ATP)

AGUA

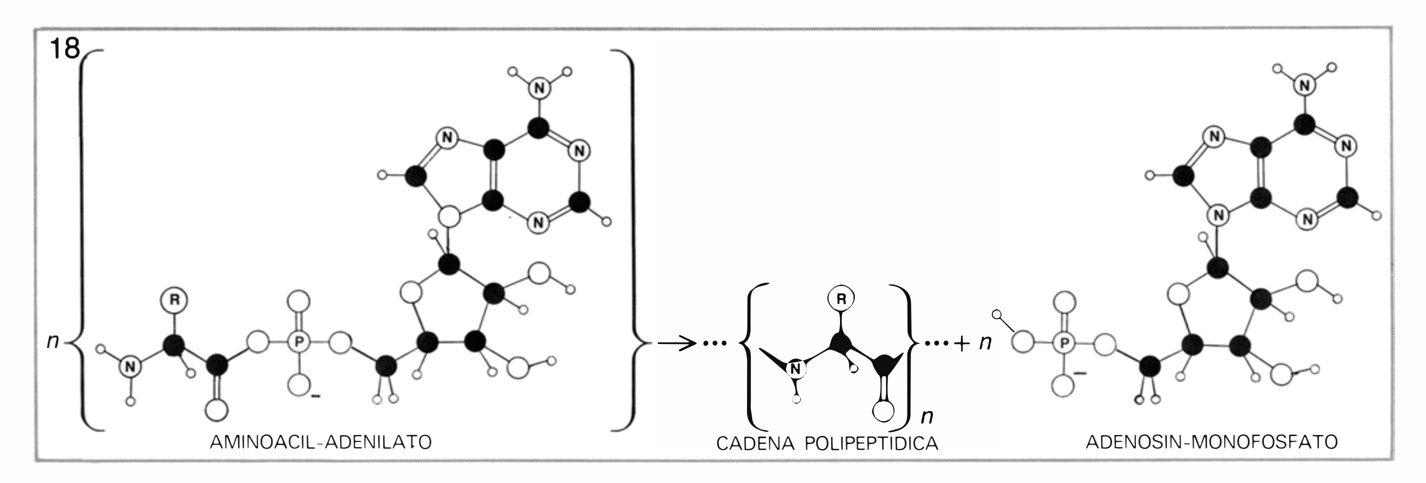
ADENOSIN-DIFOSFATO (ADP)

FOSFATO

17

POLIFOSFATO

EL ATP CONSTITUYE UN ALMACEN EFICAZ de energía libre, debido a la considerable cantidad de energía que se libera cuando es hidrolizado por el agua a adenosín-difosfato (ADP) e ion fosfato (*16*). Esta energía procede parcialmente de la repulsión que existe entre tres fosfatos unidos en el ATP, repulsión que queda aligerada por la rotura de los enlaces entre fosfatos. Por esta misma razón, las cadenas de polifosfatos actúan también de almacenadoras de energía (*17*). Es posible que los organismos primitivos obtuvieran la energía necesaria para la vida a partir de polifosfatos formados abiológicamente.



FORMACION DE CADENAS POLIPEPTIDICAS, que resultó ser posible sobre la superficie de partículas de arcilla. En un ejemplo típico, la arcilla montmorillonita es capaz de promover la polimerización de polipéptidos a partir de aminoacil-adenilatos, ésteres formados por reacción de los aminoácidos con el nucleótido adenosín-monofosfato (AMP). La energía liberada por los iones fosfatos permite que se constituya dicho polímero en presencia de agua.

19 BACTERIAS VERDES Y ROJAS DEL AZUFRE

ENERGIA LUMINOSA

ACIDO SULFHIDRICO (X12)

ANHIDRIDO CARBONICO (X6)

AZUFRE (X12)

AGUA (X6)

20 CIANOBACTERIAS, ALGAS, PLANTAS

ENERGIA LUMINOSA

AGUA (X12)

ANHIDRIDO CARBONICO (X6)

GLUCOSA

OXIGENO (X6)

AGUA (X6)

LA INVENCION DE LA FOTOSINTESIS permitió a los organismos vivos convertirse en productores primarios de moléculas energéticas, en lugar de ser simples consumidores de las suministradas por los procesos de síntesis no biológica. Los primeros organismos capaces de fotosíntesis utilizaron probablemente el ácido sulfhídrico (SH_2) como fuente de átomos de hidrógeno para la conversión del anhídrido carbónico (CO_2) en glucosa (*19*). Más tarde, los antepasados de las actuales cianobacterias, o cianofíceas, de las algas verdes y de las plantas superiores llegarían al dominio de la técnica mediante la cual obtener hidrógeno a partir del agua, un proceso más elaborado que se da en dos etapas (*20*) y libera oxígeno. Estos organismos transformaron la atmósfera anóxica.

($C_2H_4O_3$) y en el aminoácido glicina ($C_2H_5NO_2$), el acetaldehído (C_2H_4O) en ácido láctico ($C_3H_6O_3$) y en el aminoácido alanina ($C_3H_7NO_2$). Algunos de los aminoácidos más complejos requieren aldehídos más complejos como material de partida. Por otra parte, la serina ($C_3H_7NO_3$), aminoácido que lleva un grupo hidroxilo (OH), puede formarse por la condensación de dos moléculas de formaldehído, seguida por una síntesis de Strecker *(véanse las ecuaciones 4 y 5 en la ilustración superior de la página 41)*. Se han propuesto otras vías especiales para la síntesis de la mayoría de los aminoácidos más corrientes en la naturaleza.

Las descargas eléctricas y las radiaciones ultravioletas no son las únicas fuentes de energía que pudieron haber intervenido en la síntesis prebiológica. Las demás fuentes energéticas comprenden las emanaciones de los elementos radiactivos de las rocas superficiales y ondas de choque provocadas por los relámpagos y los meteoros. Aunque, con gran diferencia respecto de otras fuentes, la mayor parte de la energía procede del sol, se halla casi en su totalidad en las regiones visibles e infrarroja del espectro, zonas en que los fotones no tienen energía suficiente para formar o romper enlaces químicos. Además, la mayoría de las radiaciones ultravioletas habrían resultado ineficaces en la producción de una síntesis química, ya que el metano y otras moléculas hidrocarbonadas pequeñas, el agua, el monóxido y el dióxido de carbono, sólo pueden absorber longitudes de onda menores que unos 200 nanómetros, es decir, menos del 1,2 por ciento de la radiación ultravioleta total disponible (aproximadamente 1720 kilojulios de un total de 143.000 kilojulios por metro cuadrado de superficie terrestre y por año). De entre los gases cuya presencia hipotética en la atmósfera primitiva ha sido sugerida, tan sólo el amoníaco y el sulfhídrico son capaces de absorber longitudes de onda mayores: el amoníaco hasta los 220 nanómetros y el sulfhídrico hasta los 240. Es posible que, por tanto, estos dos gases hayan resultado de importancia en la atmósfera primitiva, como colectores de la energía solar.

Si las condiciones meteorológicas de la tierra primitiva no fueron más violentas que las actuales, los relámpagos y las descargas de corona procedentes de la electricidad atmosférica debieron proporcionar una energía de aproximadamente 170 kilojulios por metro cuadrado y por año. La cantidad de energía procedente de la radiactividad natural, calculada por extrapolación a los primeros años de la historia terrestre, hubiera sido de unos 117 kilojulios. Las ondas de choque de la atmósfera pudieron haber alcanzado del orden de unos 46 kilojulios, suponiendo aquí también que la meteorología primitiva no difiera sustancialmente de la contemporánea. El "viento" de partículas energéticas procedentes tanto del sol como de fenómenos volcánicos pudo contribuir con otros 14 kilojulios, o quizá más en el caso de que la tierra primitiva hubiera sido tectónicamente más activa que la actual. De todas las fuentes de energía para la síntesis prebiológica, es probable que la más significativa hubiera sido la de las descargas eléctricas porque, por una parte, representa una cantidad de energía bastante considerable y, por otra, esta energía se habría liberado en la proximidad de la superficie del océano, en el cual los productos formados podrían disolverse con facilidad.

Con veinte aminoácidos ya hay sillares suficientes para la construccción de las proteínas. En cambio, los ácidos nucleicos necesitan de la presencia de dos tipos de azúcares (ribosa para el ARN y desoxirribosa para el ADN), fosfato y dos tipos de bases nitrogenadas: las purinas y las pirimidinas. Los azúcares se pueden formar por condensación del formaldehído mediante la llamada reacción de la formosa. El mecanismo se da en varios pasos, pero la reacción conjunta es sencilla: se combinan cinco moléculas de formaldehído para formar una molécula de ribosa *(véase la ecuación 6 en la ilustración central de la página 41)*. No obstante, se presentan algunos problemas en torno a la reacción de la formosa (la ribosa producida es inestable en solución acuosa y las condiciones experimentales no son verdaderas simulaciones de las condiciones terrestres primitivas), pero es posible que una reacción similar haya dado lugar a las moléculas de ribosa necesarias.

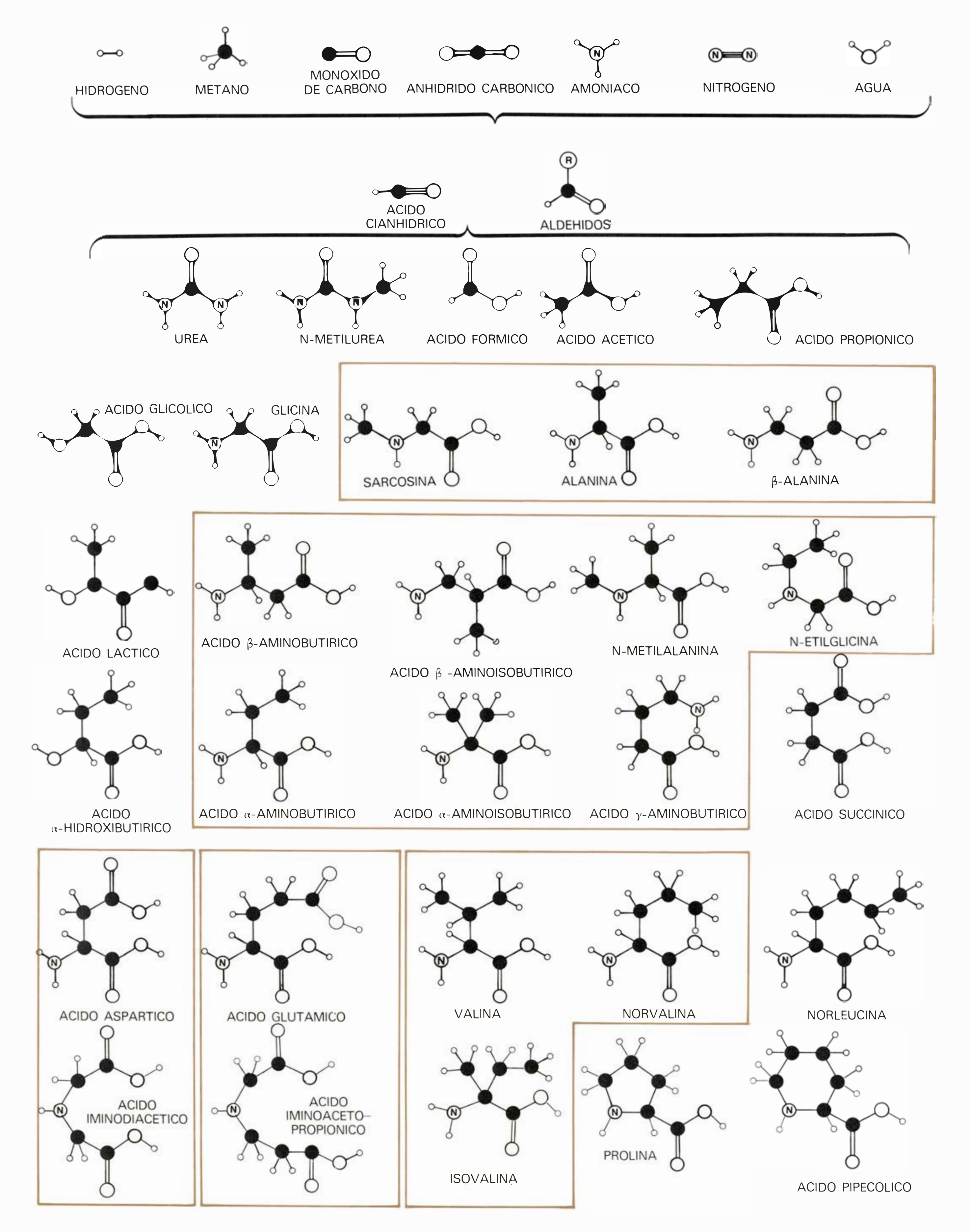
De todas las bases orgánicas, las moléculas de adenina, purina necesaria para los ácidos nucleicos, son las más fáciles de sintetizar. Resulta ser sencillamente un pentámero de ácido cianhídrico: cinco HCN dan $C_5H_5N_5$. Parece probable que inicialmente se combinen cuatro moléculas de cianhídrico formando un tetrámero de HCN, el diaminomalonitrilo. La molécula del diaminomalonitrilo es un intermediario importante en muchas de las reacciones que conducen a la síntesis de bases. En presencia de luz, la molécula puede sufrir una autorreordenación y captar otra molécula de HCN formando adenina *(véanse las ecuaciones 7, 8 y 9 en la ilustración inferior de la página 41)*. La síntesis se lleva a cabo en condiciones que razonablemente podrían darse en la tierra primitiva. La guanina, la otra purina necesaria para los ácidos nucleicos, se puede obtener a partir del diaminomalonitrilo por reacciones de hidrólisis en las que interviene el cianógeno. También se han propuesto otras síntesis menos convincentes para las bases pirimídicas: timina, uracilo y citosina.

Cuando la adenina se une a una molécula de ribosa, el producto formado es la adenosina, un nucleósido. Por simple adición de una cola de trifosfato, la adenosina se convierte en trifosfato de adenosina (ATP), la molécula que actúa como forma corriente de intercambio de energía en todos los organismos vivos *(véase la ecuación 10 en la ilustración superior de la página 42)*. Es digno de mención que el nucleósido seleccionado para acoplarse con el trifosfato sea la adenosina y no la guanosina, la citidina o la uridina. Aparentemente, no hay ninguna razón clara por la que el ATP hubiera de ser más adecuado para el almacenaje de energía que el GTP, el CTP o el UTP. Es posible que la relativa sencillez de la síntesis de adenina fuera causa de que estuviera presente en concentraciones mayores que las otras bases en la primitiva sopa de Haldane. La utilización del ATP quizá represente sólo que una vez más se echaran a suertes cósmicas las diversas posibilidades.

No resulta demasiado difícil explicar la aparición de las bases y los azúcares de la tierra primitiva. Sin embargo, se nos presenta un obstáculo inesperado a la hora de intentar explicar el modo concreto en que se unieron estas bases y estos azúcares para formar los nucleósidos, como el ejemplo de la adenosina en que se acoplan la adenina y la ribosa *(véase la ecuación 11 de la ilustración superior de la página 42)*.

El problema está en que la ribosa tiene cuatro grupos hidroxilo, cada uno de los cuales podría servir como punto de anclaje de la adenina. Además, tres de estos grupos hidroxilo se hallan unidos a carbonos "asimétricos", de suerte que la adenina podría enlazarse con cualquiera de ellos (son los carbonos 1′, 2′ y 3′) en dos configuraciones estructuralmente diferentes, dando lugar a moléculas de adenosina con configuración alfa o beta. De momento, nadie ha propuesto una vía convincente que condujera a la formación de la unión beta-1′ entre la adenina y la ribosa, unión que se da de forma universal en el ADN y en el ARN.

A pesar de todas las restricciones comentadas, nuestro conocimiento actual de la química que permitió la síntesis en la tierra primitiva de los monómeros de la vida (como los aminoácidos, las bases, los azúcares y otros) es más bien impresionante. Aunque todavía no se tengan todas las soluciones, al menos los problemas se pueden definir de un modo concreto y, según parece, se trata de cuestiones de tipo químico que, probablemente, obtendrán respuesta por el esfuerzo de profundiza-



PRODUCTOS de los experimentos de chispas eléctricas. Comprenden muchos compuestos que se encuentran en los organismos vivos y otros que, aunque estrechamente relacionados con los anteriores, no se hallan en la materia viva actual. Las materias primas utilizadas en el experimento se muestran en la parte superior. Los primeros intermediarios formados son el ácido cianhídrico y varios aldehídos. Los productos están ordenados de tal manera que el número de átomos de carbono aumenta de izquierda a derecha y de arriba abajo. Los isómeros se incluyen en el interior de líneas coloreadas. Los 30 productos formados abarcan los 20 compuestos detallados en la ilustración superior de la página 39. Seis de los compuestos son aminoácidos que se encuentran en las proteínas.

ción de las investigaciones que su interés provoca. No existen dificultades fundamentales o filosóficas que impidan llegar al pleno conocimiento de la síntesis de los monómeros. Como ahora se verá, se puede decir prácticamente lo mismo para la formación de los polímeros biológicos.

El problema fundamental a la hora de explicar cómo se formaron los polímeros de la tierra primitiva radica en la comprensión de cómo ocurrieron en el océano reacciones que precisaban de un aporte de energía y la eliminación de agua. Cada unión de dos subunidades que contribuye a alargar la cadena del polímero exige la sustracción de los elementos del agua de los extremos que se unen *(véase la ecuación 12 en la ilustración inferior de la página 42).* Por ser reversible este tipo de reacciones, un exceso de agua llevaría a que se dieran de derecha a izquierda, en la dirección de hidrólisis en lugar de la de polimerización. Además, si todos los sustratos y los productos de la reacción se hallan presentes en concentraciones comparables, la reacción dirigida hacia la izquierda origina la liberación de energía libre y, por tanto, es espontánea, mientras que la reacción deseada precisa energía libre y se da "cuesta arriba", hacia la derecha. Existen dos maneras de hacer que la reacción de polimerización esté favorecida en el sentido deseado: concentrar los sustratos y hacer desaparecer el agua de los productos o acoplar el proceso a alguna reacción en que se libere energía, la cual llevaría la polimerización hasta el final. Se han investigado ambas posibilidades.

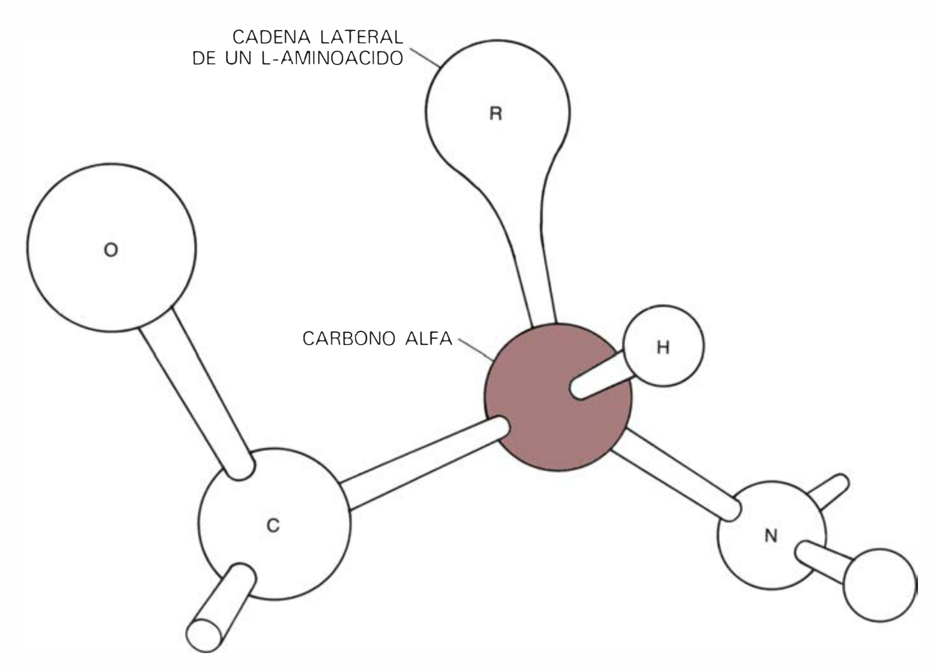
Hoy en día la energía necesaria para llevar a cabo las reacciones de polimerización procede de las moléculas de ATP. Los enzimas son responsables del acoplamiento entre las reacciones que necesitan energía y las que la liberan. En la tierra prebiológica, antes de que los enzimas existieran, ambas funciones podrían haberse llevado a cabo por determinados compuestos que poseyeran grandes cantidades de energía libre y fueran ellos mismos agentes acopladores de su molécula con la de los sustratos. Estos agentes son bien conocidos por los químicos orgánicos. Hay un determinado tipo de moléculas, las carbodiimidas, que poseen un átomo de carbono unido a dos átomos de nitrógeno mediante enlaces dobles de gran energía (N ≡ C ≡ N). Si la carbodiimida se pone en contacto sucesivamente con dos monómeros o polímeros, *A* y *B*, de los cuales uno tiene un grupo hidroxilo terminal y el otro un átomo de hidrógeno terminal, el compuesto elimina agua y une los dos monómeros o polímeros por sus extremos. La captación de agua por la carbodiimida libera una cantidad de energía suficiente como para que la reacción combinada funcione *(véanse las ecuaciones 13 y 14 en la ilustración inferior de la página 42).*

Las carbodiimidas son tan sólo ilustrativas del principio de acoplamiento. Existen otros agentes acopladores potenciales que han sido sintetizados en experimentos de reproducción de las condiciones prebiológicas: el cianógeno (N ≡ C–C ≡ N), la cianamida (N ≡ C–NH_2), el cianocetileno (N ≡ C–C ≡ C–H) y el diaminomalonitrilo, que comprenden todos ellos en su molécula átomos de carbono y nitrógeno unidos por enlaces triples de alta energía. El cianacetileno se puede producir provocando una chispa eléctrica en el seno de una mezcla de cianhídrico; el cianógeno se forma a partir del cianhídrico tanto por descargas eléctricas como por radiaciones ultravioletas. La energía de la chispa eléctrica o de los fotones queda almacenada como energía química libre en los enlaces triples de la molécula producida, pudiendo liberarse más adelante en una reacción de acoplamiento. De este modo, las polimerizaciones prebiológicas podrían haberse dado indirectamente por la radiación ultravioleta o los relámpagos, de una forma muy similar a la que utilizan los animales vivos que se alimentan a base de almidón vegetal hoy en día, procediendo indirectamente de la energía solar la energía para las polimerizaciones.

Un problema importante planteado por estos mecanismos de acoplamiento en condiciones prebiológicas es cómo explicar que el agente acoplador fuera apartado de su combinación directa con las moléculas de agua ubicuas, unión que provocaría un cortocircuito obstacularizador de las reacciones de polimerización deseadas. En el laboratorio, las reacciones de acoplamiento de la carbodiimida se llevan a cabo en disolventes no acuosos, pero es evidente que estas experiencias no pueden constituir un modelo razonable para la tierra primitiva. Por ejemplo, si el agente acoplador primitivo fuera cianógeno, el agua impediría la polimerización bien en el primero bien en el segundo de los pasos de la reacción *(véase la ecuación 15 en la ilustración inferior de la página 42).*

Una de las hipótesis que podría explicar la ausencia de estos impedimentos es que las reacciones de acoplamiento prebiológicas pudieran lograrse en solución acuosa si las moléculas que se polimerizan se hubieran unido previamente a iones cargados negativamente, como puede ser el ion fosfato ($HPO_4^{=}$). En efecto, los fosfatos orgánicos pueden competir bastante eficazmente con el agua por los enlaces energéticos de los agentes acopladores. Las condensaciones con fosfatos se han utilizado con éxito para la formación de dipéptidos a partir de aminoácidos, para fabricar adenosín-monofosfato a partir de adenosina y fosfato, para conectar las unidades ribosa y fosfato del armazón de los ácidos nucleicos y para construir polifosfatos a partir de iones fosfato.

Esta síntesis no biológica de polifosfatos, que son largas cadenas poliméricas de

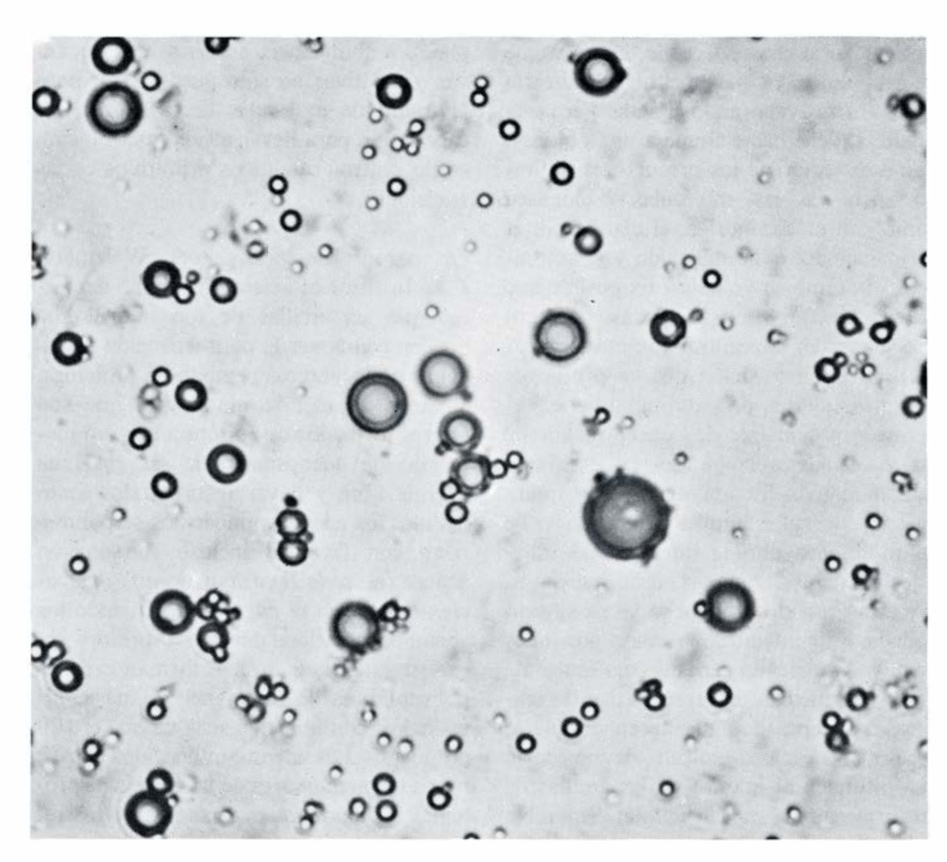


LOS ESTEREOISOMEROS son moléculas que tienen dos configuraciones, siendo una la imagen especular de la otra. En las moléculas orgánicas se pueden formar estereoisómeros cuando alguno de los átomos de carbono de la molécula tiene cuatro átomos diferentes o grupos de átomos unidos a él. Dicho átomo de carbono se denomina asimétrico. Por ejemplo, en un aminoácido el carbono central, o carbono alfa, es asimétrico *(en color)*. Si en un aminoácido, conforme se pasa un puente imaginario del grupo carbonilo (CO) al carbono alfa y al átomo de nitrógeno (N), la cadena lateral (*R*) se proyecta hacia la izquierda, es que se trata de un L-aminoácido. En un D-aminoácido, esta cadena lateral *R* se proyecta hacia la derecha. Los organismos vivos fabrican proteínas exclusivamente a partir de L-aminoácidos. (D y L simbolizan dextro y levo.)

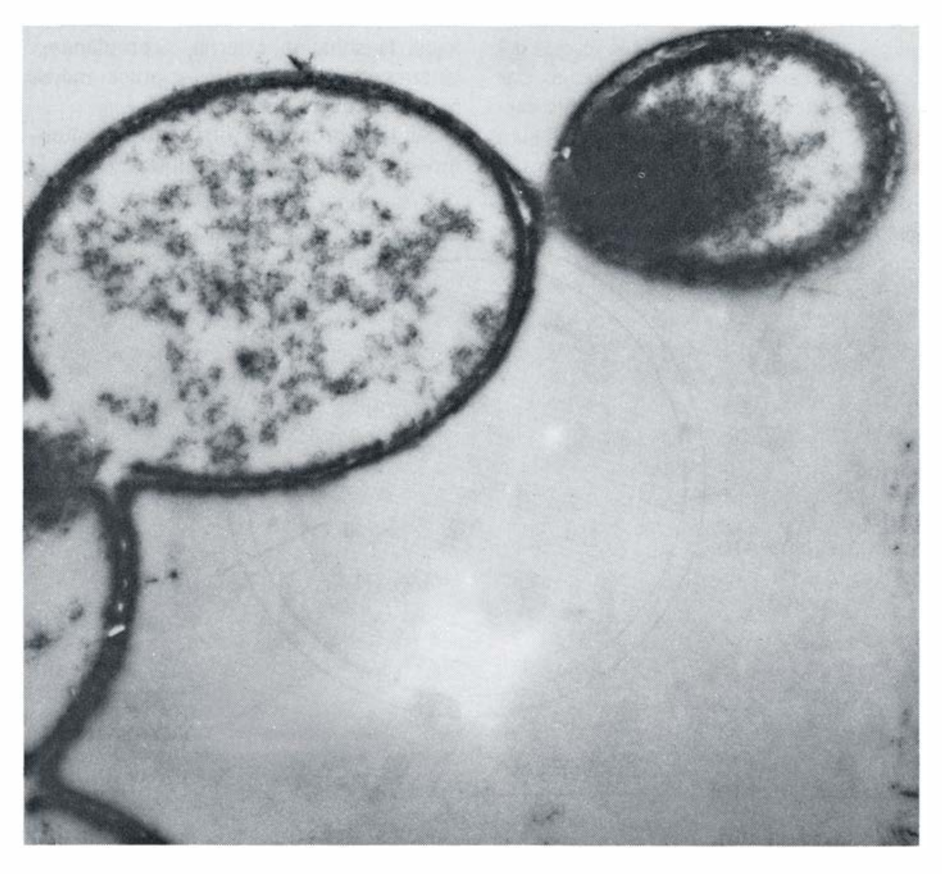
fosfatos, pudo tener una notable importancia en la evolución de la vida. La utilidad del ATP en las células vivas como forma de almacenaje de energía se debe precisamente a que la hidrólisis de un enlace, produciendo adenosíndifosfato (ADP) y una unidad de fosfato inorgánico, libera una gran cantidad de energía libre química. La energía procede parcialmente de la repulsión que existe entre las cargas negativas de los fragmentos moleculares de la reacción. Se puede esperar, y de hecho se observa, que se liberan cantidades relativamente grandes de energía cuando los polifosfatos son hidrolizados a fosfato *(véase las ecuaciones 16 y 17 en la ilustración de la página 43).* Se puede considerar al ATP como un polifosfato pequeño que lleva atada una "etiqueta" de adenina para que pueda ser reconocido por los enzimas. Algunas bacterias actuales almacenan energía en forma de conjuntos de polifosfatos en su citoplasma. Es posible que los polifosfatos producidos por los agentes condensadores fueran la primera fuente de energía utilizada por los seres vivos o sus precursores inmediatos.

La glucolisis, o fermentación anaerobia, es la vía de producción de energía más universal y probablemente más antigua de todas las que se encuentran hoy en día en la tierra. Tiene por misión degradar la glucosa o moléculas similares y almacenar energía en forma del "polifosfato etiquetado": ATP. Cabe que la vía glucolítica surgiera sólo en respuesta a una escasez de polifosfatos naturales, a medida que las necesidades energéticas de una población de organismos primitivos en pleno crecimiento superaron el ritmo de producción de polifosfatos naturales por condensación. Si suponemos que los agentes acopladores se sintetizaron mediante la energía aportada por la radiación ultravioleta o las descargas eléctricas, si estos agentes acopladores fueron responsables de la formación de los polifosfatos y si la hidrólisis de los polifosfatos era la que proporcionaba la fuente energética para la vida primitiva, podremos afirmar que los primeros organismos vivieron gracias a la energía de los relámpagos y de la radiación ultravioleta, aunque fuera por una vía indirecta compuesta por tres etapas.

La dificultad inherente a la competencia que crean las moléculas de agua en las reacciones de acoplamiento llevó a los bioquímicos a pensar cómo se podría lograr una reducción de la cantidad de agua en las proximidades de los sustratos en vía de polimerización. Una posibilidad obvia es la evaporación; podemos imaginar cómo una pequeña porción de la sopa de Haldane podría irse concentrando por evaporación solar a partir de una charca formada por la marea en alguna playa pri-



COACERVATOS, que son gotitas coloidales ricas en polímeros. Fueron estudiados por A. L. Oparin en su laboratorio de Moscú en razón de su posible parecido con las primeras entidades prebiológicas. Estos coacervatos son gotitas formadas en una solución acuosa de protamina y ácido poliadenílico. Oparin descubrió que las gotitas sobreviven un tiempo mayor si son capaces de llevar a cabo reacciones de polimerización.



OTRO TIPO DE AGREGADOS MICROESFEROIDALES, que ha sido estudiado por Sidney W. Fox, de la Universidad de Miami; se forman a partir de "proteinoides termales", polímeros producidos por calentamiento de mezclas secas de aminoácidos a temperaturas moderadas. En condiciones adecuadas, el proteinoide termal puede formar microesferas de varias micras de diámetro, que crecen lentamente e incluso pueden formar yemas. Las microesferas tienen una membrana de dos capas que recuerda la de las bacterias.

mitiva. Sería más adecuado un estanque de agua dulce, ya que en él no cristalizaría la sal al irse evaporando el agua. Pero esta hipótesis debe hacer frente a una objeción de peso: varios de los precursores de importancia de las moléculas biológicas, como son el cianhídrico, el cianógeno, el formaldehído, el acetaldehído y el amoníaco, son también volátiles. Es posible que la evaporación de las charcas resultara más eficaz en concentrar los monómeros para su polimerización que en promover la síntesis de los propios monómeros.

Otro mecanismo de concentración de las moléculas prebiológicas, posiblemente más llamativo, fue apuntado por primera vez por Bernal e implica la adsorción de las moléculas sobre la superficie de minerales corrientes. Así, las micas y las arcillas están constituidas por capas de silicato apiladas y mantenidas en unión por iones positivos, habiendo capas de moléculas de agua intermedias entre las capas de silicato. Las capas de agua hacen posible el acceso a las capas de silicato, de moléculas que difunden al interior de las arcillas de tal forma que la superficie total disponible para la adsorción de moléculas es enorme. En la arcilla caolinita, las capas de silicato están separadas tan sólo unos 0,71 nanómetros, lo que significa que un cubo de caolinita de un centímetro de lado se caracteriza por presentar una superficie de adsorción total de aproximadamente 2800 metros cuadrados, es decir, dos tercios del área de un campo de fútbol. Además, las capas de silicato están negativamente cargadas y los iones de aluminio se hallan unidos a las capas por cargas positivas triples. La abundancia de las cargas negativas y positivas no sólo puede servir para la unión de moléculas cargadas con las capas, sino para llevar a cabo una función como centros catalíticos primitivos en las reacciones.

Aharon Katchalsky, del Weizmann Institute of Science de Israel, demostró que las arcillas de montmorillonita pueden promover la polimerización de cadenas polipeptídicas a modo de proteínas, a partir de adenil-aminoácidos, que son ésteres formados de aminoácidos y monofosfato de adenosina. Por ser ricos en energía libre y llevar incorporados iones fosfato, los adenil-aminoácidos se polimerizan con facilidad incluso en solución acuosa *(véase la ecuación 18 en la ilustración central de la página 43).* Cuando los adenil-aminoácidos quedan adsorbidos sobre superficies de arcilla, forman cadenas polipeptídicas de 50 o incluso más aminoácidos, con una eficiencia de casi el 100 por ciento. Los adenil-aminoácidos constituyen los precursores de la síntesis de proteínas en todos los organismos vivos; resulta, por tanto, muy tentador imaginar que esta polimerización sobre superficies de arcilla, a partir de los mismos precursores, pudo integrar una etapa temprana de la evolución de la síntesis biológica de proteínas. Una vez formados los polímeros, es probable que volvieran a difundir hacia la solución externa, acumulándose lentamente durante siglos y preparándose para reacciones posteriores.

Se han propuesto otros dos mecanismos por los que se podría llevar a cabo la concentración y polimerización de las sustancias prebiológicas: la congelación y el calentamiento hasta la sequedad. Miller y Orgel han señalado que se pueden concentrar soluciones mediante congelación por la que el agua se elimina como cristales de hielo. (Se sigue este procedimiento para la fabricación de aguardiente de manzanas a partir de sidra destilada con un elevado porcentaje de alcohol.) En la tierra prebiológica, la congelación a −21 grados Celsius de una solución diluida de cianhídrico con formación de cristales de hielo habría dado como producto final una solución de cianhídrico al 75 por ciento (en peso).

Trasladándonos al otro extremo de la escala de temperaturas, Sidney W. Fox, de la Universidad de Miami, ha demostrado que mezclas secas de aminoácidos puros se polimerizan espontáneamente en pocas horas y a temperaturas no excesivamente altas (130 grados C), produciendo lo que Fox llama proteinoides termales. Si el experimento se realiza en presencia de polifosfatos, se obtienen resultados similares por simple calentamiento de la mezcla de aminoácidos hasta 60 grados durante un día, aproximadamente. A condición que los aminoácidos presentes en la mezcla sean, de modo predominante, ácidos o básicos y tengan cadenas laterales con carga eléctrica, el método de Fox puede construir polímeros de hasta 200 o incluso más unidades aminoacídicas. Casi todos los enlaces peptídicos formados son del tipo corriente, pero algunos presentan uniones equivocadas en las que han tomado parte las cadenas laterales. Este hecho no es de extrañar. En realidad, no se podía esperar que un polímero prebiológico mostrara el grado de perfección hallado en los productos del metabolismo de los seres vivos. Fox supone que los aminoácidos formados en el océano podrían haber sido arrastrados y abandonados por el agua, dejándolos sobre conos de escorias volcánicas donde se habrían secado por evaporación y habrían quedado polimerizados por el calor. Los proteinoides resultantes habrían sido nuevamente arrastrados hacia el mar, hallándose entonces preparados para cualquier otro proceso prebiológico.

Asegurar que sólo se realicen las uniones correctas entre los monómeros en la polimerización no biológica constituye una pretensión que se hace más exigente entre los ácidos nucleicos que entre las proteínas. Como ya vimos, cada molécula de ribosa tiene cuatro grupos hidroxilo que son capaces de unirse a una base púrica o pirimídica o de polimerizarse mediante los fosfatos que actúan de puentes entre ribosas. Y aun suponiendo que se encontrara un método no enzimático satisfactorio para la formación de los nu-

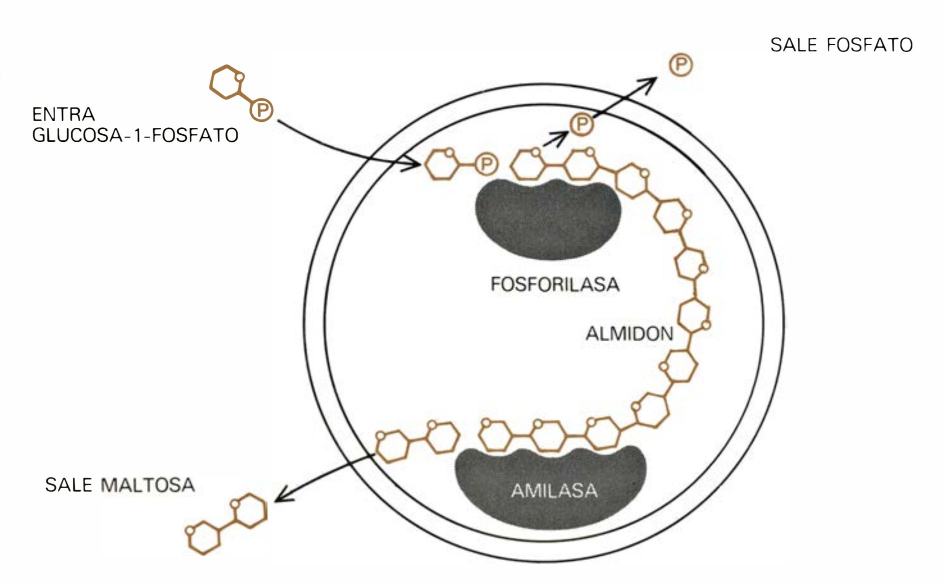
MEMBRANA O PARED DE POLISACARIDO
ALMIDON
ENTRA GLUCOSA-1-FOSFATO
SALE FOSFATO
FOSFORILASA
GOTA DE COACERVATO

n(GLUCOSA-FOSFATO) —FOSFORILASA→ (GLUCOSA) + $_nHPO_4^{--}$
GLUCOSA-1-FOSFATO — ALMIDON — FOSFATO

POLIMERIZACION en el interior de una gotita de coacervato; provoca un engrosamiento de la pared de la gotita y un crecimiento de la gotita misma. La gotita, que está compuesta por proteína y polisacárido, contiene el enzima fosforilasa. La glucosa-1-fosfato difunde hacia el interior de la gotita y se polimeriza a almidón por acción del enzima. El almidón migra hacia la pared y hace aumentar el volumen de la gotita.

cleótidos (una base más una ribosa más un fosfato) con todas las uniones correctas, quedaría todavía el problema de la unión correcta de los nucleótidos entre sí para formar polímeros de ácido nucleico. Aunque se puedan polimerizar los nucleótidos de forma no biológica mediante calor suave (aproximadamente 55 grados C) y en presencia de polifosfatos, la unión que se logra con más facilidad es la del hidroxilo 5′ de un azúcar con el hidroxilo 2′ del azúcar siguiente, en lugar de con el hidroxilo 3′, como ocurre en todos los ADN y ARN actuales. Es preciso que la unión 5′-3′ tuviera una ventaja significativa con respecto a la unión 5′-2′ para que fuera adoptada como forma de almacenaje de la información genética a pesar de no ser la unión más favorecida desde el punto de vista químico.

Estudios realizados con modelos moleculares muestran que se puede construir una hélice de ADN bicatenario con bases apareadas y uniones del tipo 5′-2′, pero parece que la hélice no es tan estable como la estructura basada en enlaces 5′-3′. Por tanto, un mensaje genético almacenado en forma de hélice 5′-2′ estaría menos seguro que otro almacenado en forma de hélice 5′-3′. Una manera de asegurar que no se forme la hélice 5′-2′ consiste en eliminar el grupo hidroxilo 2′; eso es precisamente lo que hace diferir al ADN del ARN. Es posible que el ADN fuera el más primitivo de ambos polímeros almacenadores de información, apareciendo el ARN sólo más tarde, cuando ya se habían desarrollado los enzimas que permitían la unión con el grupo hidroxilo 2′.



REACCION EN DOS PASOS, que ocurre en el interior de una gotita de proteína y carbohidrato a la que se suministran dos enzimas. Uno de ellos, la fosforilasa, polimeriza la glucosa-1-fosfato a almidón. El otro enzima, la amilasa, degrada el almidón hasta maltosa. En este caso, las gotitas no crecen porque el almidón desaparece a medida que se va formando. La maltosa, que es un carbohidrato, difunde hacia el medio.

Los organismos vivos que comparten un medio común con otros seres vivos tienen que quedar separados por alguna suerte de frontera o superficie que impida que se diluyan y desaparezcan. La segregación en gotitas de la materia en solución, gotitas que serían precursores posibles de los seres vivos, ha sido estudiada principalmente por dos investigadores y colaboradores: Oparin y Fox. Oparin centró sus estudios, durante muchos años, en la tendencia de las soluciones acuosas de polímeros a separarse espontáneamente formando coacervatos: unas gotitas ricas en polímeros, suspendidas en un medio esencialmente acuoso. Existen varias combinaciones de polímeros biológicos que pueden dar lugar a coacervatos: las de proteína y carbohidrato (histona y goma arábiga), de proteína y proteína (histona y albúmina), de proteína y ácido nucleico (histona o clupeína y ADN o ARN). No se debe considerar a estos coacervatos como los predecesores de las células vivas, ya que con toda seguridad los polímeros empleados por Oparin en sus experimentos no existían en la tierra primitiva, sino como análogos a los sistemas de comportamiento químico complejo que pueden aparecer bajo la influencia de fuerzas naturales.

El diámetro de las gotitas de coacervatos puede ir desde una micra hasta 500 micras. Un gran número de ellas se halla separado del medio circundante por una especie de membrana, como un engrosamiento de la parte más externa de la gotita del polímero que permite en primer lugar aislarla del resto del medio. Algunos sistemas de coacervatos son inestables: en el intervalo de pocos minutos las gotitas descienden hasta el fondo del medio líquido y se fusionan formando una capa no acuosa. Oparin y sus colaboradores han buscado condiciones que estabilicen las suspensiones de gotitas de coacervatos, durante horas o incluso varias semanas. Constituye un hecho interesante su hallazgo de que una de las formas de estabilizar las gotitas sea dotándolas de algún tipo de metabolismo primitivo.

Una importante propiedad de los coacervatos –y de cualquier sistema compuesto por dos fases– es que las sustancias cuya solubilidad es diferente en una y otra fase se concentrarán, con preferencia, en una de ambas. Oparin descubrió que si añadía el enzima fosforilasa a una solución que contenía histonas y goma arábiga, el enzima quedaba concentrado en el interior de las gotitas de coacervatos. Si, posteriormente, añadía glucosa-1-fosfato al agua del medio, ésta difundía hacia el interior de las gotitas y se polimerizaba por acción del enzima formando almidón. Debido a que la goma arábiga ya es un polímero glucosídico, el almidón formado aumenta el tamaño de la gotita, al irse añadiendo a la goma ya presente. La energía para la polimerización procede del enlace del fosfato de la glucosa-1-fosfato. El fosfato inorgánico liberado vuelve a difundir al exterior de la gotita, acumulándose en la solución como producto de desecho.

Cuando el tamaño de las gotitas de coacervatos se hace excesivo, éstas tienden a romperse espontáneamente dando lugar a varias gotitas hijas. Las gotitas que por casualidad reciben moléculas del enzima fosforilasa pueden seguir creciendo, aunque lo hacen a una velocidad menor, pues el suministro inicial de moléculas de enzima quedó dispersado entre una multitud de gotitas. Si existiera algún modo de que las gotitas pudieran fabricar más moléculas de fosforilasa (cosa muy difícil de concebir), estos coacervatos serían ejemplos de protoorganismos capaces de autoperpetuarse y dotados de un metabolismo energético de un solo paso. Serían capaces de sobrevivir, crecer y multiplicarse con una dieta restringida a glucosa-1-fosfato.

Si se añaden al preparado de coacervatos fosforilasa y amilasa, ambos enzimas se acumulan en el interior de las gotitas y en ellas se da una reacción en dos pasos. La glucosa-1-fosfato difunde hacia el interior de las gotitas y se polimeriza por acción de la fosforilasa formando almidón. Luego la amilasa hidroliza el polímero de almidón a maltosa, un dímero de la glucosa. La maltosa vuelve a difundir hacia la solución externa, junto con el fosfato inorgánico. Estos coacervatos son, por tanto, pequeñas fábricas alimentadas por la energía del enlace de la glucosa con el fosfato y sirven para la dimerización de glucosa-1-fosfato a maltosa.

Oparin describió también otro tipo de sistema capaz de autocrecimiento, en el

que las gotitas de coacervatos estaban constituidas por histona y ARN. Se introduce el enzima ARN polimerasa en las gotitas y se añade ADP al medio circundante como "nutriente". Cuando el ADP penetra en el interior de las gotitas se encuentra con el ARN polimerasa; se polimeriza entonces formando ácido poliadenílico. La energía para la polimerización procede del propio ADP. El nuevo ácido poliadenílico formado se añade al ARN ya presente en los coacervatos. Con el tiempo, las gotitas van creciendo y se rompen disgregándose en gotitas hijas. A la larga, estos sistemas pierden funcionalidad, pues el suministro de las moléculas de enzima para la polimerización del ADP no aumenta con la masa total de las gotitas de coacervato. No obstante, como ya vimos anteriormente, los ácidos nucleicos se pueden polimerizar de forma no enzimática, utilizando moléculas pequeñas de agentes acopladores ricos en energía, como el cianógeno. Debería ser posible construir gotitas de coacervatos a partir de proteína y ARN, suministrarles ADP y los agentes acopladores adecuados, y observar cómo crecen y se multiplican sin límite, siempre y cuando se les siga aportando los "nutrientes".

Oparin también puso a punto unos experimentos de coacervatos-gotas en que se simula un sistema de transporte electrónico. Las gotitas contienen un enzima de tipo deshidrogenasa procedente de bacterias: la nicotinamida-adenín-dinucleótido deshidrogenasa (NADH). Se añaden al medio el NADH y el colorante rojo de metilo: ambos difunden hacia el interior de las gotitas. En el centro activo del enzima, el NADH cede su hidrógeno que sirve para reducir al colorante. El colorante reducido y el NAD^+ oxidado vuelven a salir de las gotitas por difusión.

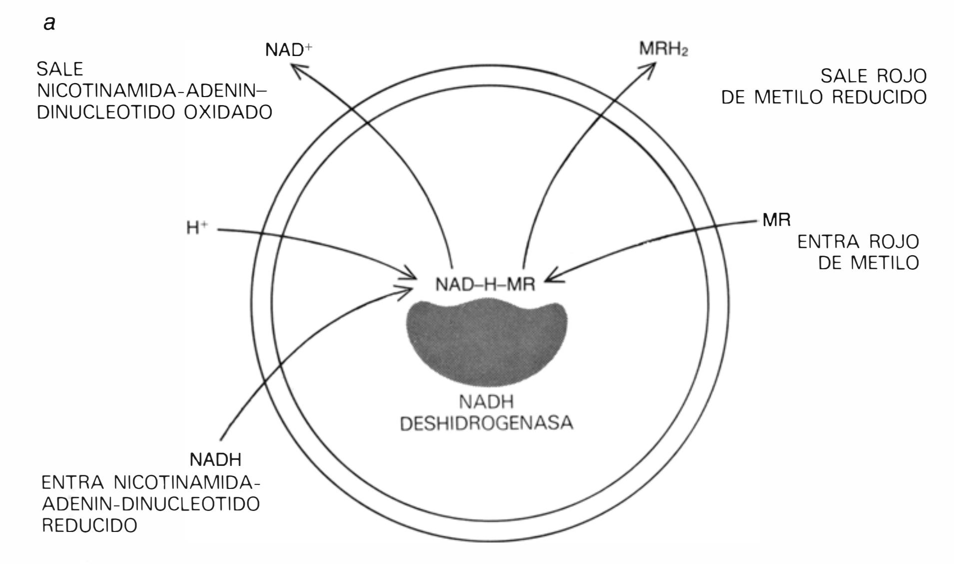
En otro experimento de reducción de un colorante, que simula la fotosíntesis, se incorpora clorofila en el interior de las gotitas; como nutrientes se añaden al medio circundante rojo de metilo y ácido ascórbico. El ácido ascórbico por sí solo no es un agente reductor suficientemente fuerte como para reducir el rojo de metilo. Pero si se iluminan las gotitas con luz visible, los electrones excitados de la clorofila pueden reducir el rojo de metilo; los electrones que le faltan a la clorofila pueden ser aportados por el ácido ascórbico. De este modo, el ácido ascórbico, asistido por la energía de los fotones luminosos, puede reducir el rojo de metilo en un proceso que es análogo al que sufren las moléculas de agua, asistidas por la energía luminosa, al reducir el $NADP^+$ a NADPH en la fotosíntesis de las plantas verdes.

El interés de Fox en las gotitas de tipo coacervato se desarrolló a partir de sus trabajos con los proteinoides termales. Los proteinoides tienen una propiedad sorprendente: cuando se calientan en una solución acuosa concentrada a temperaturas de 130 a 180 grados C., se agregan espontáneamente formando microesferas de una a dos micras de diámetro. Aunque no hay lípidos presentes, muchas microesferas desarrollan una delimitación externa que se parece a la doble capa lipídica de una membrana celular. En condiciones favorables, las microesferas se desarrollarán a expensas de los proteinoides disueltos, pudiendo presentar fenómenos de gemación y fisión, cual si fueran bacterias.

Mientras que Oparin construyó sistemas artificiales mediante la incorporación de catalizadores, la idea de Fox ha sido más bien buscar una actividad catalizadora inherente a las propias microesferas. Así, ha descubierto que los preparados de microesferas pueden catalizar la descomposición de la glucosa y funcionar como esterasas y peroxidasas. En efecto, sería realmente sorprendente que una cadena polipeptídica con cargas positivas y negativas en sus grupos laterales no presentara algún tipo de actividad generalizada de catálisis ácido-básica. Es posible que los enzimas específicos evolucionaran a partir de polímeros de este tipo, ordenados al azar, evolución que se daría por mejorías graduales en la situación de las cadenas laterales dadoras de electrones o receptoras de éstos, concentrándose estos puntos en centros activos confeccionados para favorecer el predominio de una reacción determinada sobre otro.

Los experimentos de Oparin y de Fóx sólo constituyen analogías a lo que pudo ocurrir en el origen de la vida, pero son analogías muy sugestivas. Demuestran hasta qué punto el comportamiento, del tipo observado en los seres vivos, está fundamentado en la fisicoquímica e ilustran el concepto de selección química para la supervivencia. Este es el único tipo de selección natural y de evolución que se podía dar previamente al desarrollo de las moléculas almacenadoras de información y a la aparición de la selección genética. Dichos experimentos demuestran que la separación en suspensiones de coacervatos o microesferas es un comportamiento común de los polímeros en solución, que no todos estos microsistemas presentan la misma estabilidad y que sus probabilidades de supervivencia se ven aumentadas si poseen en su interior la capacidad para llevar a cabo reacciones sencillas que aumenten su contenido o refuercen la barrera entre ellos y el exterior.

Uno se puede crear la imagen de que, previamente a la formación de las células vivas en el océano primitivo, éste se hallaba lleno de gotitas con facultades químicas especiales que sobrevivían durante un tiempo y luego se dispersaban. Las gotitas que por pura casualidad contuvieran catalizadores capaces de inducir polimerizaciones "útiles" sobrevivirían más que las restantes; las posibilidades de sobrevivir estarían, por tanto, directamente relacionadas con la complejidad y la eficacia del "metabolismo" de estas gotitas. Se pudo producir durante siglos una fuerte selección química, por la que quedarían favorecidos los tipos de gotitas cuyo contenido fuera capaz de tomar del medio moléculas y energía y de transformarlos en las sus-



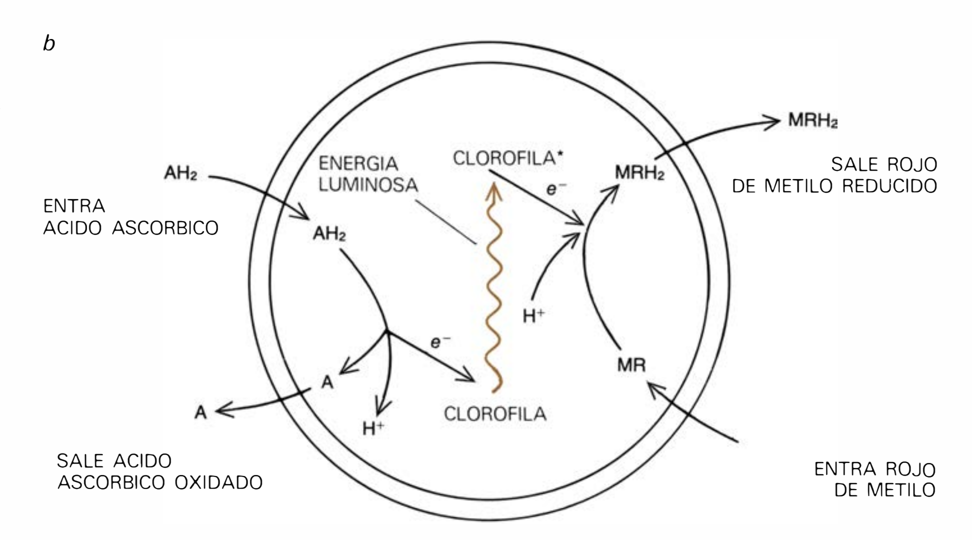
SE SIMULA EL TRANSPORTE DE ELECTRONES en un experimento de Oparin en que las gotitas de coacervato contienen NADH deshidrogenasa, un enzima bacteriano. El medio posee rojo de metilo (un colorante) y nicotinamida-adenín-dinucleótido en su forma reducida (NADH). Cuando ambas sustancias se difunden al interior de las gotitas, el enzima efectúa una transferencia de hidrógeno del NADH al colorante, reduciéndolo. Los productos de la reacción se difunden luego hacia el interior de la gotita *(ver flechas).*

tancias promotoras de la supervivencia, no sólo de las gotitas paternas sino también de las gotitas hijas formadas por la dispersión de las gotitas paternas de tamaño excesivo. La vida no es esto, pero poco le falta para serlo. El ingrediente que falta es un mecanismo ordenado que asegure que las gotitas hijas reciban los catalizadores necesarios para llevar a cabo todas las reacciones importantes de su supervivencia. Esta es una definición pragmática del aparato genético, tema al que ahora pasaremos.

La evolución de la maquinaria genética es la etapa para la cual no existen modelos de laboratorio; por tanto, se podría especular interminablemente sin restricciones ni pruebas contradictorias. El complejo aparato genético de los organismos actuales es tan universal que son pocas las pistas que nos da acerca de cuál podía ser la forma más primitiva de tal estructura.

Hace unos 30 años, Norman H. Horowitz, del Instituto de Tecnología de California, emitió una hipótesis llamativa: según él, los sistemas metabólicos habrían evolucionado, por decirlo así, en sentido inverso a su camino actual. Por ejemplo, si hoy tenemos una serie de etapas metabólicas que llevan de la sustancia *A* a la sustancia *B* y de ésta a las sustancias *C*, *D* y *E* sucesivamente, es probable que la necesidad más antigua fuera la de la sustancia E y la reacción más vieja el tránsito de *D* a *E*, siendo entonces la sustancia *D* una materia prima que se podía obtener del medio circundante. Tan sólo en el momento en que el suministro de *D* hubiera empezado a faltar se habría dado una fuerte presión de selección para favorecer la capacidad de síntesis de *D* a partir de otra materia prima, *C*. En algún momento habría disminuido la disponibilidad de *C*, llevando a una competencia con el fin de hallar una vía de síntesis de *C* a partir de otro precursor, *B*. De este modo, se habría constituido una cadena metabólica entera por lenta evolución en orden inverso al que se da normalmente.

Aplicando estos conceptos a la fotosíntesis, se podría pensar que ésta evolucionó como un medio para proporcionar una fuente alternativa de glucosa a los organismos que dependían de la fermentación anaerobia de compuestos ricos en energía libre, en una época en que el suministro natural de estos compuestos se hallaría disminuido como consecuencia de la competencia. La propia fermentación anaerobia, o glucolisis, pudo haber evolucionado como una vía alternativa que asegurara un suministro de ATP a los organismos más primitivos que, en el pasado, eran dependientes de un aporte externo de nucleótidos y polifosfatos como energía para su mantenimiento. En resumen, es posible que las series de reacciones tan familiares de (1) la fotosíntesis de glucosa, (2) la glucólisis con almacenaje de energía por el ATP y (3) la utilización del ATP como fuente energética de las actividades celulares fueran el resultado de una evolución de tipo inverso como el postulado por Horowitz.



SE SIMULA LA FOTOSINTESIS en otro experimento de Oparin con coacervatos que contienen clorofila. Aquí también el rojo de metilo es la sustancia a reducir. El ácido ascórbico, que difunde hacia el interior de las gotitas, no es un reductor suficientemente fuerte por sí solo para lograr el propósito de reducción del rojo de metilo. Sin embargo, si se exponen las gotitas a la luz, los electrones excitados de la clorofila son capaces de reducir el rojo de metilo. La clorofila vuelve a recuperar luego, a partir del ácido ascórbico, sus electrones gastados; el ácido ascórbico se oxida en el proceso y vuelve a salir de las gotitas. (Dibujo de A. Beechel.)

En etapas incluso anteriores a las comentadas, quizá no fueran necesarios los enzimas, ya que habría un suministro más que suficiente de monómeros activados y de agentes condensadores disponibles. Los enzimas no sólo actúan como catalizadores sino que tienen también una función directora y acopladora; de acuerdo con la cual controla que la energía química libre liberada por una reacción se aproveche eficazmente por otra reacción en lugar de disiparse en forma de calor. En el momento en que llegó a ser importante que el suministro limitado de la energía libre se canalizara hacia una o varias de las numerosas reacciones posibles, empezó a ser esencial la catálisis dirigida por los enzimas.

Los primeros protoenzimas fueron quizá las propias cadenas poliméricas en formación. Algunos procesos de polimerización tienden a ser autocatalíticos: la presencia de un polímero determinado favorece la formación de una mayor cantidad del mismo polímero. La hélice bicatenaria del ADN es un ejemplo destacable de polimerización autocatalítica; quizá tan sólo por este motivo haya sido el ADN el candidato natural elegido, para ejercer un papel central en los seres vivos. Cuando una reacción deja de ser estrictamente autocatalítica, es decir, cuando el catalizador de la reacción no se limita exclusivamente al producto de la misma, surge el problema de asegurar que aumente el suministro del catalizador y que éste sea transmitido a los descendientes del protobionte.

Es posible que los primeros protobiontes que lograron estabilizarse fueran coacervatos autocatalíticos formados por ácidos nucleicos, del tipo de los descritos por Oparin, pero que dependieran de monómeros activados y de agentes acopladores en lugar de enzimas del tipo polimerasa. Si el ácido nucleico hubiera podido servir como molde para la polimerización de cadenas proteicas, aunque fueran con una secuencia al azar, estas proteínas hubieran servido como piel protectora del coacervato de ácido nucleico. De este modo, la cooperación e interacción entre ácido nucleico y proteína se habría dado desde el principio, siendo el papel del ácido nucleico de autocatalizador y de molde y el de la proteína estructural y de protección. Si una determinada distribución de las cargas positivas y negativas a lo largo de la cadena polipeptídica hubiera resultado ser ventajosa para la polimerización bien del ácido nucleico, bien de la proteína, habría surgido la primera función de un polipéptido como enzima o catalizador. De entonces en adelante, hubiera habido fuertes presiones de selección para los ácidos nucleicos que favorecieran la formación continua de esa distribución exacta de cadenas laterales aminoacídicas positivas y negativas. Así se podría haber dado una evolución en tándem entre la replicación

por molde del ácido nucleico y la catálisis enzimática del polipéptido, y es probable que nunca existiera una fase de "vida sin ADN" ni ninguna de "genes desnudos".

Todas estas suposiciones reclaman la existencia de algún tipo de reconocimiento mutuo o de complementariedad a nivel molecular entre las secuencias de aminoácidos de las proteínas y las secuencias de bases de los ácidos nucleicos. Se ha intentado en numerosas ocasiones hallar una correspondencia natural entre las secuencias de las proteínas y las de los ácidos nucleicos que debieron existir antes de la aparición de la elaborada maquinaria actual, que implica la participación de moléculas de ARN de transferencia, ribosomas y enzimas de tipo sintetasa. En ningún caso, se ha llegado a conclusiones convincentes. En la genética de la vida actual, el proceso es el siguiente: un enzima tipo sintetasa une un aminoácido específico a una molécula de ARN de transferencia cuyo extremo opuesto presenta un anticodón para el aminoácido especificado. (Un anticodón es un triplete de bases que es complementario a un codón o triplete de bases que codifica un aminoácido determinado.) La especificidad de unión entre los aminoácidos y los codones no se basa en el codón ni en el ARN de transferencia sino en el enzima aminoacil-ARN_t sintetasa. Pero, ¿cómo se podía realizar el reconocimiento cuando no existían estos enzimas? Al parecer nos hallamos ante otra paradoja del tipo del huevo y la gallina, ya que las propias sintetasas son sintetizadas por la misma maquinaria de traducción en cuyo funcionamiento participan. La contestación a la paradoja original del huevo o la gallina es que ninguno de los dos se formó en primer lugar; evolucionaron de un modo paralelo a partir de formas de vida inferiores. En cuanto a la maquinaria genética se refiere, la respuesta es la misma: la totalidad del aparato evolucionó conjuntamente a partir de sistemas más sencillos, que hoy en día ya no existen porque fueron eliminados por la competencia de otros sistemas más perfeccionados. Aunque se puedan examinar los restos fósiles de los antepasados de la gallina, de los enzimas no tenemos fósiles que estudiar. Tan sólo podemos imaginarnos los sistemas que, con mayor probabilidad, pudieron haber existido.

Pero existe un sistema actual que probablemente pueda aclarar de alguna manera la asociación primitiva entre el ácido nucleico y la formación de proteína nueva: es el sistema de control genético represor-operador. Aunque el reconocimiento directo de las secuencias del ácido nucleico por las cadenas laterales de los aminoácidos ya no es parte integrante de la codificación del mensaje genético, cuando determinados genes bacterianos quedan bloqueados, tiene que haber un reconocimiento y una unión entre una molécula de proteína con una secuencia de aminoácidos determinada (el represor) y una secuencia concreta de pares de bases (el operador del ADN). La naturaleza de este reconocimiento de secuencias se está estudiando actualmente en un gran número de centros de investigación. Cuando finalmente se llegue a conocer el modo exacto en que el represor proteico reconoce la secuencia de bases del operador del ADN, se podrá empezar a emitir hipótesis inteligentes en torno a la forma en que una determinada secuencia de bases pudo producir una secuencia polipeptídica específica en los tiempos en que faltaban el ARN de transferencia, los ribosomas y las aminoacil-ARN_t sintetasas.

A través de un proceso gradual acerca del cual sólo podemos especular hoy en día, se formó una asociación inicial del ácido nucleico como material de archivo con la proteína como catalizadora del funcionamiento del sistema, asociación que sufrió una evolución hasta presentarse finalmente en forma de la compleja maquinaria de transcripción y traducción genética que hoy en día se encuentra en todas las formas de vida. Esta evolución permitió conservar en la descendencia de una protocélula paterna todas las capacidades bioquímicas que presentaba. A partir de entonces, dado que el mensaje genético se hallaba sujeto a alteraciones por la lenta acumulación de errores y por mutación directa producida por la radiación ionizante y otros agentes, el medio ambiente empezó a actuar como una criba, seleccionando a favor o en contra de los posesores de los mensajes alterados. Entonces ya podía iniciarse la evolución por selección natural en su sentido darwiniano.

Los pasos que hemos descrito hasta ahora, o al menos un proceso muy similar, son probablemente los responsables de la aparición de los primeros seres vivos sobre la tierra. Cabe presumir que se tratara de entidades unicelulares semejantes a las bacterias fermentadoras modernas como *Clostridium*, que tienen un aparato genético complejo, pero dependieran totalmente para su supervivencia de la degradación de moléculas ricas en energía constituidas de forma no biológica. Debían ser como carroñeros de la materia orgánica producida por las descargas eléctricas y la radiación ultravioleta. De este modo, la cantidad total de vida que la tierra habría sido capaz de sostener habría estado limitada por el ritmo de producción de estos compuestos por procesos no biológicos. En aquella era, los organismos vivos habrían sido estrictamente consumidores de materia orgánica, pero no productores.

La capacidad de la tierra para sostener la vida aumentó considerablemente con la aparición de la fotosíntesis, la cual permitió a los organismos vivos captar la energía solar y utilizarla para la síntesis de moléculas orgánicas. Los primeros fotosintetizadores se sustrajeron de la competencia por un suministro, cada vez más escaso, de moléculas naturales ricas en energía y se constituyeron en productores primarios. Es indudable que la fotosíntesis que utiliza el sulfhídrico como fuente de átomos de hidrógeno para la reducción del dióxido de carbono, proceso que se da hoy en día en las bacterias rojas y verdes del azufre, fue anterior a la fotosíntesis más perfeccionada, en dos pasos, en que el agua proporciona el hidrógeno, proceso que se da hoy en día en las cianobacterias, o cianofíceas, y en las plantas verdes *(véanse las ecuaciones 19 y 20 en la ilustración inferior de la página 43).* En la tierra primitiva, el sulfhídrico debió ser suficientemente abundante para servir como un agente reductor de importancia. No obstante, el agua era mucho más abundante, por lo que los organismos que consiguieron encontrar vías para realizar la síntesis tomando los átomos de hidrógeno del agua en lugar del sulfhídrico tenían una gran ventaja sobre sus parientes que utilizaban azufre.

Todo ello nos lleva, en la historia de la vida terrestre, hasta las cianobacterias, cuyos antepasados fosilizados serían los hallados en sedimentos cuya edad mínima es de unos 3200 millones de años. Parece ser que, no sólo la vida en general, sino también la vida fotosintética, evolucionó durante un período de 1000 millones de años después de la formación del planeta. No está claro si estos organismos primitivos, hallados fósiles, escindían el agua por fotosíntesis liberando oxígeno libre a la atmósfera, pero es lo más probable.

Durante los siguientes 2000 millones de años, se operó una revolución en la composición de la atmósfera del planeta: pasó de ser una atmósfera reductora pobre en, o exenta de, oxígeno libre a una atmósfera en que una de cada cinco moléculas es una molécula de oxígeno. Una de las consecuencias de este cambio fue la formación de una capa de ozono en la atmósfera superior, capa que filtra considerablemente la radiación ultravioleta reduciendo la que llega a la superficie terrestre. Aunque este hecho terminó definitivamente con la síntesis no biológica de materia orgánica, la síntesis biológica, que utiliza la energía de las longitudes de onda visibles, compensó aquella síntesis miles de veces. A partir de entonces quedó establecido para siempre el sistema por el que la vida en nuestro planeta procedía de la energía solar y pudo iniciarse la verdadera evolución biológica.

Ciencia y sociedad

Homo de Atapuerca

Los fósiles humanos de Atapuerca, en la provincia de Burgos (España), se inscriben en la época quizá más obscura de la evolución humana: la que media entre los primeros representantes del género *Homo* y los "pitecántropos" de Java, por un lado, y las razas fósiles bien conocidas, por el otro, como los neandertalenses de la última glaciación.

En efecto, la Paleantropología, ciencia que estudia los hombres fósiles y el origen de la humanidad en la tierra, dispone hoy de muestras con centenares de fósiles de un pariente del hombre, el *Paranthropus* o "australopiteco robusto", un género de homínidos bien adaptado a un régimen vegetariano en "scrub" o bosque montano abierto, que tuvo un gran éxito biológico en las extensiones semiáridas de Africa, entre hace poco más de 2 millones y 1 millón de años. Por esa misma época se encuentran en el mismo medio unos homínidos de talla menor, menos especializados en su régimen nutritivo, posiblemente omnívoros y ocasionalmente carroñeros o cazadores, con un cerebro absoluta y relativamente mayor, que se clasifican como los primeros representantes del género *Homo*, los fundadores del linaje humano. Unos y otros pueden considerarse descendientes de los australopitecos "gráciles" o indiferenciados, homínidos también, del grupo *Australopithecus africanus*, cuyos restos fósiles son también relativamente abundantes en sedimentos que se datan entre hace casi 4 millones y poco menos de 2 millones de años.

Entre hace un millón y medio y poco menos de un millón de años, ya se conocen hombres fósiles en Africa y en Java, con proporciones mayores y cerebro más desarrollado, que se agrupan por los especialistas bajo el nombre de *Homo erectus*, o con la denominación divulgada de "pitecántropos". Estos han progresado notablemente en las tendencias evolutivas de la humanidad, sobre todo en la cerebralización y en el desarrollo de una tecnología instrumental de piedra y hueso, presumiblemente también en los hábitos de caza y sociales, y en el lenguaje. Sus fósiles, con todo, no son tan abundantes en los yacimientos, como los objetos de piedra y hueso elaborados con sus manos según pautas tradicionales.

Extinguidos los parántropos hace un millón de años, los únicos homínidos restantes son precisamente los pitecántropos, más débiles pero también los más hábiles y astutos, cerebralizados, verdaderos hombres. Estos viven en pequeños grupos familiares. Respetuosos con la naturaleza, recolectan productos vegetales espontáneos y cazan sólo lo necesario y son cada vez más longevos: los grupos de pocos individuos necesitan territorios más amplios que otras especies animales. Hace alrededor de un millón de años, ya no sólo se encuentran sus vestigios en Africa oriental y del Sur, sino en el oeste del continente negro, en los países europeos del Mediterráneo y en Java. Pero sólo encontramos fósiles abundantes, que nos permiten conocer bien los rasgos de razas humanas extinguidas, en abrigos y cuevas de la última glaciación, de hace menos de 70.000 años. Entre aquella humanidad primitiva y esta moderna ha pasado prácticamente todo el Pleistoceno medio, comprendiendo dos importantes glaciaciones (Mindel y Riss): los fósiles humanos de todo este tiempo son escasos.

Entre las diferencias que más resaltan desde la primera humanidad de Africa oriental hasta los hombres modernos, además de una talla mayor, hay que notar que el cráneo se ha hecho más voluminoso, de unos 650 a 750 centímetros cúbicos, ha pasado a medir 900-1600 cc; todo el cráneo y su misma base tienen más anchura, y también es más ancha la abertura de la mandíbula hacia atrás; el hueco de la boca, que limitan el arco de los dientes y las ramas del cuerpo de la mandíbula, se ha ampliado tanto más cuanto que el hueso mandibular es notablemente más delgado y los dientes más finos y pequeños. Los arcos de los dientes que, en un principio formaban dos filas alargadas, próximas entre sí y poco divergentes, en los hombres modernos son un arco de parábola, corto y armoniosamente abierto. En la fila de las muelas adultas (las tres últimas, que no se mudan), se advierte que, en los hombres más primitivos de Africa oriental y en las mandíbulas más antiguas de Java, la segunda es mayor que la primera y la última la mayor de todas –lo que se llama una "serie creciente"–, mientras que en el hombre moderno la segunda puede ser menor que la primera y la última está en regresión o tiende a desaparecer: es la menor de todas y muchas veces ya no llega a formarse; en los neandertalenses este rasgo es variable, pues algunos tienen las últimas muelas bastante grandes, y, en general, sus dientes molares son más voluminosos que en las razas actuales. Es característico del hombre moderno el mentón o barbilla, formado por un relieve del hueso en la parte media, anterior y baja de la mandíbula, limitado por unos ligeros relieves a los lados y por una depresión del hueso bajo los incisivos centrales: el punto más bajo de la sección anterior de la mandíbula se proyecta por delante de la vertical de los dientes anteriores. En los neandertalenses esta forma no es aún definitiva, pero en los humanos más primitivos el perfil de la mandíbula es liso por delante, sin mentón, e inclinado hacia atrás, de modo que el punto inferior del plano medio mandibular (o sínfisis) se proyecta más atrás de la vertical del cuello de los incisivos.

De esta obscura etapa intermedia de la humanidad, contamos con un número más bien escaso de fósiles, en su mayoría mandíbulas, unos pocos restos craneales y algunos dientes sueltos. Podemos pasarle una rápida revista, en orden cronológico, en la medida en que su antigüedad pueda estar averiguada.

Más de 700.000 años tienen la calota craneana y el fémur que descubriera Dubois en Trinil (Java) en 1890, y algo menos de 700.000 las dos mandíbulas OH 22 y 23 del nivel IV de Olduvai (Tanzania). La edad de la mandíbula completa de Kapthurin (Kenia) es imprecisa. El cráneo de Petralona (Grecia), que todavía no se ha estudiado, puede tener más de 600.000 años. Se trata de una época cálida que precede a la glaciación Mindel.

Se atribuyen a un intervalo de clima benigno en la glaciación Mindel, hace cerca de 500.000 años, la mandíbula de Mauer (Alemania Federal) y las tres mandíbulas, un gran fragmento de parietal y varios dientes (casi todos de leche) de Ternifine (Palikao, Argelia). A esta glaciación atribuyen unos, y otros a la de Riss, más reciente, la mandíbula completa de Montmaurin, encontrada en un relleno de cueva, difícil de datar, en el suroeste de Francia.

La colección perdida, fruto de más de diez años de activas excavaciones en la colina de Chukutien, cerca de Pekín, comprendía un buen número de cráneos y mandíbulas; se los ha atribuido al final de la glaciación Mindel, hace poco menos de 400.000 años, pero no sería de extrañar que correspondan más bien a un cambio de fases, de más fría a más templada, al comienzo de la glaciación Riss, hace poco menos de 250.000 años, con bastante aproximación. También pueden corresponder a esta época el cráneo casi completo de Steinheim (Alemania Federal), los dos parietales y occipital de Swanscombe (Inglaterra) y el occipital de Vérteszöllös (Hungría), a los que comúnmente se atribuye una antigüedad mayor, en mi opinión sin bastante fundamento.

El principio de la glaciación Riss es la edad que se asigna, con mucha verosimilitud, al fragmento mandibular de la can-

tera de Sidi-Abder-Rahman, en Casablanca (Marruecos) y a la colección de la "Caune de l'Arago" en Tautavel (Rosellón, Francia), donde varios años de excavación han rendido la parte facial de un cráneo, dos mandíbulas y un lote de dientes. Más tardías, en el mismo Riss, con más de 180.000 años, son la mandíbula y partes de un cráneo en Rabat (Marruecos), la calota de Fontéchevade (Francia) y posiblemente otros fósiles de este último país.

Dejamos aparte la consideración de otra serie de fósiles humanos, que se atribuyen al último interglacial (Riss-Würm o Tirreniense), como la mandíbula de Bañolas (España), las de Ehringsdorf (Alemania Democrática), la de Temara (Marruecos), parte de los fósiles de las cuevas de Galilea (Israel) y otros restos de hombres, que vivieron entre hace 180.000 y 70.000 años. Todos éstos, como los cráneos, mandíbulas y otros huesos destrozados de Krapina, tienen rasgos que los aproximan más a los neandertalenses, y hombres modernos, aunque conservan juntamente otros caracteres primitivos, por lo que su interpretación correcta depende en gran parte de una caracterización precisa de las poblaciones europeas y norteafricanas del Mindel y el Riss.

Estas, que quedan comprendidas, en general, en un período que va desde hace unos 600.000 hasta hace unos 200.000 años o poco menos, se reducen por lo dicho a unas nueve mandíbulas y cinco restos craneales importantes –sin contar los fósiles de Pekín y los restos atribuibles al Pleistoceno medio de Africa oriental. Los cráneos europeos se distinguen por rasgos que los aproximan, unos a los neandertalenses, otros al hombre más moderno. En general, y a pesar de algunos signos de primitividad, aparecen bastante evolucionados por el volumen del encéfalo que, en los que se ha podido calcular, pasa de 1300 cc.; en los fósiles de Pekín, semejantes a los cráneos, más antiguos, de Java en unos rasgos, y al hombre moderno en otros, la capacidad craneana oscila entre unos 900 cc y cerca de 1300 cc.

Si nos fijamos en las mandíbulas, que empiezan a constituir una muestra representativa, ocurre casi otro tanto: hay una mezcla de rasgos muy primitivos con otros que pueden clasificarse de progresivos. Las ramas del arco o cuerpo mandibular son, en general, bajas (con la excepción de las mandíbulas, más antiguas, de Mauer y Ternifine) y muy gruesas, con lo que resulta un índice de robustez característicamente alto para sus secciones; son también fuertemente divergentes hacia atrás, con una anchura máxima muy grande, como corresponde a cráneos anchos en su base. Las europeas son relativamente cortas, como las de Mauer y Arago II. Varios accidentes morfológicos aparecen situados en posición más baja que en el hombre moderno, como si la parte del hueso mandibular que aloja las raíces de los dientes tuviera en aquéllas más desarrollo relativo que en las mandíbulas modernas. La fosa *geni*, en el centro de la cara interna y anterior de la mandíbula, es amplia y profunda en general y las crestecillas de su fondo siguen trazos más o menos complicados e irregulares, y no el clásico patrón en tridente de los neandertalenses. Sobre ella y por detrás de los alvéolos de los incisivos, se extiende hacia atrás el hueso en una plataforma más o menos inclinada, el *planum alveolare*, que tiende a desaparecer en las mandíbulas de Pekín y en las de los neandertalenses, donde el hueso mandibular en la sínfisis (plano mediano) cae hacia la vertical en su pared interior y, en general, es más fino. La sección de la sínfisis está muy inclinada hacia atrás, y su punto más bajo se proyecta muy por detrás del cuello de los incisivos. Junto a estos rasgos, que pueden muy bien calificarse como primitivos, y dan a algunas de estas mandíbulas (sobre todo a las de L'Arago) un enorme parecido con las ER 992 y 730 del lago Turkana, datadas entre 1,5 y 1,2 millones de años, aparecen diferentes accidentes morfológicos (tubérculos, salientes, depresiones o surcos) que se distinguen bien en las mandíbulas humanas actuales, aunque en posiciones y con desarrollo diferente. Por otra parte, los dientes anteriores (incisivos y caninos) tienen perfiles y formas primitivas, pero las muelas son comúnmente pequeñas; diríamos mejor variables. La última es siempre la menor, excepto en la mandíbula de Montmaurin; a menudo, la segunda es igual o menor que la primera, no en Montmaurin ni en L'Arago, pero sí en Pekín e incluso en Ternifine, y este rasgo ya se observa en las mandíbulas de Olduvai IV.

El cuadro que resulta de estas y otras comparaciones es el de una evolución que llaman "en mosaico": dentro de unas tendencias generales, como las que señalábamos al principio, unas poblaciones locales o regionales intermedias avanzan más en unos rasgos que en otros, y dentro incluso de una misma muestra, como la de Pekín, la de Ternifine o la de Krapina, se observa un amplio margen de variabilidad. Estas poblaciones de época intermedia suelen ser fieles a su tiempo; exhiben características a medio camino –dentro de esos márgenes de variabilidad– entre las más primitivas y las más modernas; pero a veces se distinguen de unas y de otras por rasgos más peculiares, e incluso extremos, como el índice de robustez del hueso mandibular y la inclinación del plano de la sínfisis hacia atrás.

Expuesto así el panorama, un tanto pobre aún, de la evolución humana entre los antiguos pitecántropos de hace un millón de años y los neandertalenses de hace cien mil, volvamos a los fósiles descubiertos el año 1976 en Atapuerca. Son una mandíbula (adulta joven), dos fragmentos de otra de un adolescente, trece dientes sueltos (en los que están representados al menos otros dos individuos, uno de más edad y otro de dentadura más robusta) y dos pequeños trozos de parietal. Se sacaron del estrato y del contexto en que yacían por gente inexperta y sin sentido científico, a los que pasaron inadvertidos, y fueron recogidos y reconocidos por un grupo de jóvenes paleontólogos y arqueólogos, de modo casi fortuito, pero gracias a su método y pericia.

Las mandíbulas, por todas sus dimensiones, proporciones y rasgos morfológicos, pertenecen a esa humanidad del Pleistoceno medio, emparentada más con las primitivas poblaciones de Africa oriental que con la de Pekín; en particular, son enormemente parecidas a las de L'Arago y también a la de Mauer. Se sitúan en extremos de robustez del hueso, de anchura relativa y divergencia de las ramas del cuerpo mandibular, y de inclinación hacia atrás del plano de la sínfisis (huida del mentón); pero, por otro lado, las muelas son extremadamente pequeñas, y algunos otros rasgos presentan un aspecto más moderno que en esas mismas mandíbulas y la de Montmaurin. Todo permite concluir que la población de Atapuerca se halla en medio de esa efervescencia evolutiva que precede al establecimiento de las características anatómicas de la humanidad moderna.

Por consiguiente, y según lo que algunos autores han llamado "morfostratigrafía", es decir, una aproximación a la datación por los indicios del estadio que corresponde a un fósil en una rama evolutiva, podemos suponer sin mucho miedo a equivocarnos que los fósiles de Atapuerca corresponden con gran probabilidad a una población humana que soportó los fríos del Riss. Confirma una atribución –ciertamente amplia– al Pleistoceno medio la asociación, creemos que legítimamente supuesta, de estos fósiles humanos con los abundantísimos restos de osos fósiles que Trinidad Torres, director del equipo que los salvó para la ciencia, ha identificado con la especie *Ursus deningeri*.

Todo lo demás que el lector quisiera saber o pudiera preguntar, no son sino incertidumbres y esperanzas. Si hay más restos humanos que pueden darnos una imagen más completa de las características y la variabilidad de esta raza occidental del Pleistoceno medio; en qué fase climática y en qué estratigrafía precisa vivió esta raza; cómo aquella familia fue a parar, o a morir, o qué hacía en la cueva; de qué se alimentaba, qué tenía que ver con

los osos y los enormes leones muertos allí también; si se metieron en la cueva para hibernar como éstos y les sorprendió así la muerte. Son cuestiones a las que esperamos poder responder, pero no ahora, ni antes de varios o muchos años de excavación paciente y estudio constante de todos los indicios que podamos extraer con método de las entrañas petrificadas de la Sierra de Atapuerca. Esta ha sido alternativamente excavada y rellena, a lo largo de las vicisitudes climáticas del Cuaternario, en un vasto sistema de cuevas y simas, y cabe por ello esperar que, si se desentrañan los vestigios del pasado con método y con tiempo, pueden rendirnos un tesoro de documentos y de saber sobre nuestros orígenes no menor que el de L'Arago o el de Chukutien, perdido en la última guerra mundial. (E. A.)

Ha vuelto a nacer una estrella

El 14 de julio de 1054 estalló una supernova en el cielo del Hemisferio Norte, dando origen a lo que hoy conocemos por Nebulosa del Cangrejo. Su destello, brillantísimo, pudo verse en plena luz solar durante 23 días y, por la noche, a lo largo de seis meses. De todo esto y más dejaron constancia observadores chinos y japoneses. Misteriosamente, empero, no se disponía de testimonios parecidos registrados en Europa y Oriente Próximo. Ese vacío acaba de llenarse con el descubrimiento de un texto árabe medieval que recoge el informe de un testigo ocular de dicho acontecimiento celeste.

Kenneth Brecher, Elinor Lieber y Alfred E. Lieber dieron cuenta del hallazgo en un reciente número de *Nature.* El texto medieval es una enciclopedia biográfica de médicos, compilada hacia el año 1242. Entre los citados se nombra a un tal 'Ibn Butlān, médico cristiano que vivía en Constantinopla por el tiempo de la aparición de la supernova; en el artículo a él dedicado se lee su inequívoca observación personal del suceso. En la línea tradicional de Hipócrates y Galeno, 'Ibn Butlān creía en la existencia de una conexión entre los fenómenos celestes y las enfermedades humanas. En su opinión, la supernova de 1054 fue la responsable de la devastadora epidemia que había asolado el Oriente Próximo en tal fecha.

Antes de que saliera a la luz el informe de 'Ibn Butlān, se había especulado mucho sobre las causas de que nadie hubiera dejado testimonio de la supernova ni en Europa ni en el Oriente Próximo. Algunos historiadores echaron la culpa de esa omisión al fracaso de las crónicas monásticas que describían el suceso en el marco de la cosmología aristotélica, que habla de una bóveda celeste perfecta e inmutable, en donde no cabría un suceso tan efímero y explosivo como es la aparición de una supernova. Así, el conocido historiador de la ciencia George Sarton escribió: "La incapacidad de europeos y árabes medievales para reconocer tal fenómeno no se debió a ninguna dificultad a la hora de contemplarlo, sino a los prejuicios y a la inercia espiritual relacionada con la creencia, infundada, en una perfección celeste". Para Brecher y sus colaboradores, esta explicación no resulta convincente, porque en 1006, 48 años antes, europeos y árabes habían dado descripciones detalladas de otra supernova. Y a finales del siglo XI se incluyó, en el tapiz de Bayeux, que representa la conquista de Inglaterra por los normandos, la imagen del cometa de Halley, otro objeto fugaz e imperfecto desde el punto de vista aristotélico. Otros historiadores avanzaron la hipótesis de que a lo largo de los seis meses que duró la supernova, Europa y Oriente Próximo estuvieron cubiertos de nubes.

Aunque la relación de 'Ibn Butlān muestra que la supernova se observó también fuera de Oriente, deja por esclarecer a qué se debía que apenas nadie lo notificara. Lo cual manifiesta que, en adelante, los historiadores, que en su búsqueda de pruebas testimoniales sobre observaciones astrónomicas en la Edad Media se habían concentrado en los escritos astrológicos y monásticos, deberán prestar más atención hacia los escritos médicos, un tanto abandonados en su tarea. Que ellos nos pueden revelar mucho, tal es la significación profunda del hallazgo realizado por Brecher.

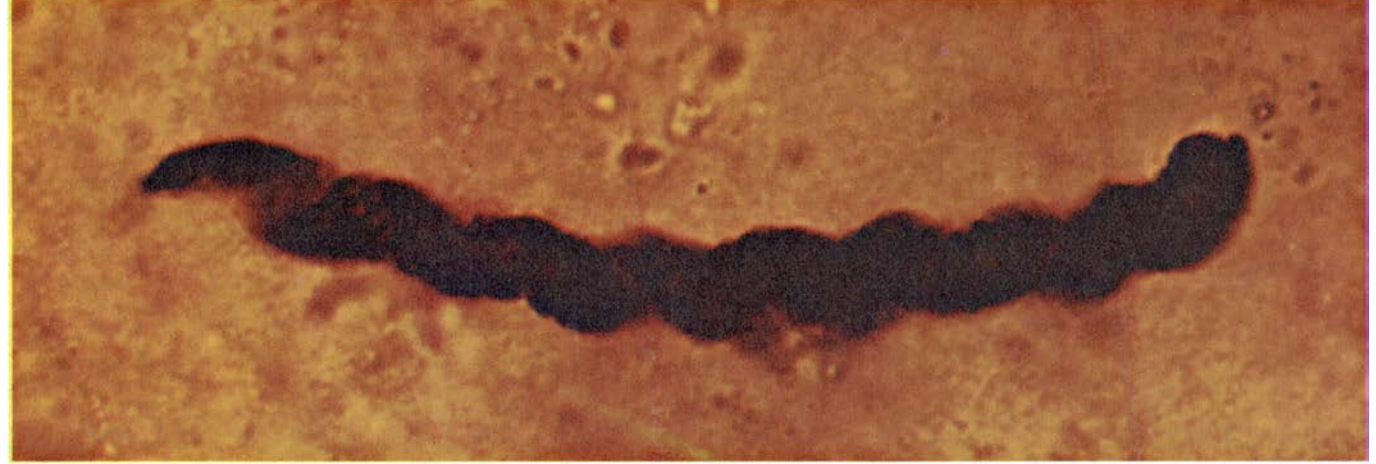
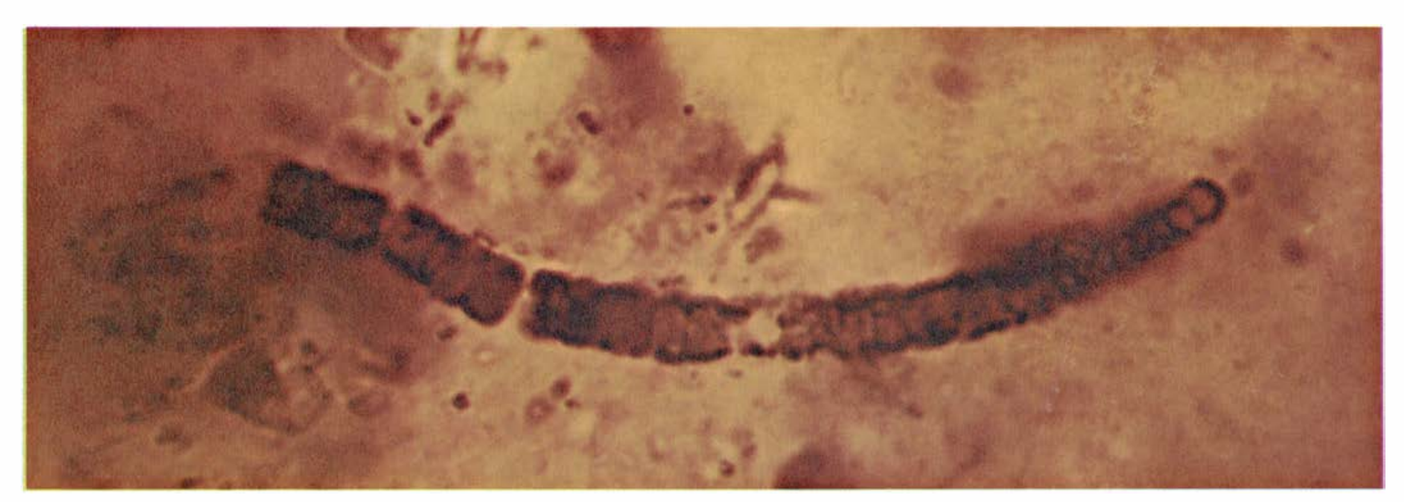
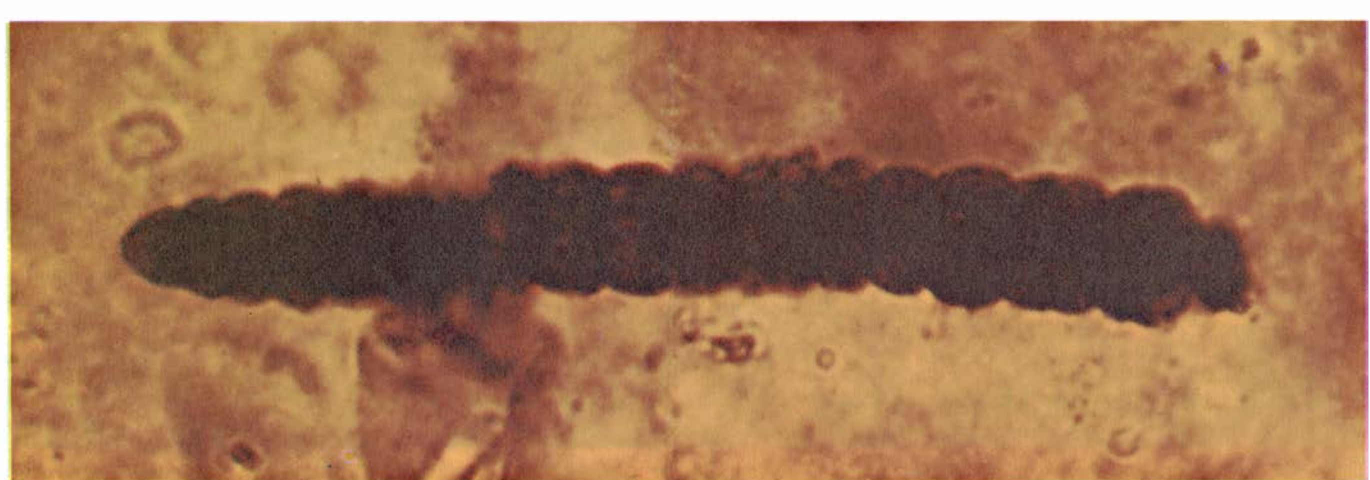
¿Predicción de los terremotos?

La predicción de los terremotos puede parecer un trabajo bastante movedizo. Sin embargo, dos geólogos han logrado realizar algunas predicciones interesantes sobre futuros seísmos en California, apoyándose en la observación del pasado. Kerry Sieh y Ducan Carr Agnew se han servido de una serie de informes históricos –reportajes de periódicos, cartas, diarios, etcétera– para reconstruir el gran terremoto de 1857, el último gran temblor sísmico que devastó el sur de California. Sus descubrimientos sobre las causas del seísmo les han permitido extraer algunas conclusiones interesantes sobre la forma y alcance de los futuros terremotos que pudieran darse en la zona.

El gran terremoto mencionado se produjo el día 9 de febrero de 1857. Tuvo su origen en la ruptura de una falla en el sistema de fallas de San Andrés, que se extiende desde las proximidades de Parkfield, en la región central de la California meridional, hasta las puertas de San Bernardino, con una dislocación a lo largo de la falla del orden de los 9,5 metros. La magnitud del terremoto se estimó en torno a 8,1/4 en la escala de Richter, magnitud equiparable a la del famoso terremoto de San Francisco de 1906.

Sieh y Agnew emplearon los informes históricos del terremoto de 1857 para estimar su intensidad en varios puntos repartidos por la región central y meridional de California. Hallaron que la intensidad del seísmo en la zona que ahora ocupa la ciudad de Los Angeles no fue notablemente alta. De hecho, aunque las violentas sacudidas en la vecindad de la falla dañaron incluso las estructuras mejor proyectadas, las casas y otras estructuras menores existentes en lo que hoy es el área metropolitana apenas si se resintieron. Sieh y Agnew concluyen que si el terremoto de 1857 se repitiese ahora "no causaría, por lo general, daños a las construcciones bajas del área metropolitana", pero sí podría ocasionar desperfectos importantes en las estructuras bajas que se hallen próximas a la falla causante del temblor. Sus datos permiten deducir que el seísmo de 1857 se caracterizó por fuertes ondas de período largo, o de baja frecuencia. Tales movimientos ondulatorios lentos tendrían su mayor impacto sobre las modernas estructuras de gran altura.

El análisis de los informes del terremoto de 1857 reveló la presencia de numerosas sacudidas previas –temblores de tierra menores con una magnitud estimada de 4 o 5 en la escala de Richter– en las horas precedentes al terremoto principal. Sieh ha localizado los epicentros de estos temblores en la región central de California, a mitad de camino, aproximadamente, entre San Francisco y Los Angeles, en el extremo noroccidental de la ruptura de la falla que causó el terremoto principal. Es posible que estas sacudidas previas desencadenaran dicho temblor principal. Al noroeste de los epicentros existe un segmento de la falla móvil, o constantemente deslizante, y al sudeste, un segmento de la falla trabado. Sieh cree que, aunque el deslizamiento en la sección móvil alivia la mayor parte de la tensión en la zona, las presiones crecen en la sección trabada hasta que finalmente, cada varios centenares de años, un temblor en la sección móvil –cuya magnitud es la de una sacudida previa– desencadena un terremoto importante. (No es nada rara la ocurrencia de pequeños seísmos de la magnitud de una sacudida previa en la sección móvil: en los últimos 80 años se han detectado cuatro.) De acuerdo con Sieh, el terremoto de 1857 empezó en el extremo noroccidental de la ruptura de la falla y se propagó hacia el sudeste, desde la sección móvil a la sección trabada de la falla. De estar en lo cierto, los estudios de la sección móvil pueden resultar decisivos a la hora de predecir cuándo se desencadenará el próximo gran terremoto.

La evolución de las células primitivas

A lo largo de tres mil millones de años, los únicos seres vivos que existieron fueron microorganismos primitivos. Estas primeras células originaron los sistemas bioquímicos y la atmósfera rica en oxígeno de la que depende la vida moderna

J. William Schopf

Cuando apareció *On the Origin of Species* ("El origen de las especies"), en 1859, podía seguirse la pista de la historia de la vida hasta los comienzos del período cámbrico de la cronología geológica, es decir, hasta los fósiles más primitivos reconocidos, formas que ahora sabemos ya que vivieron hace más de 500 millones de años. De entonces acá, se ha ido descubriendo una prehistoria de la vida bastante más remota: se remonta a tiempos geológicos de unos tres mil millones de años, más atrás. Durante la mayor parte de este largo intervalo precámbrico, la tierra estuvo exclusivamente habitada por organismos microscópicos simples, muchos de ellos comparables en tamaño y complejidad a las modernas bacterias. Las condiciones en que vivían estos organismos diferían enormemente de las que rigen actualmente, si bien los mecanismos de la evolución eran los mismos. Las variaciones genéticas hicieron que unos individuos estuvieran mejor adaptados que otros para sobrevivir y reproducirse en un determinado ambiente; de esta forma, los caracteres hereditarios de los organismos mejor adaptados estuvieron cada vez más representados en las generaciones siguientes. La aparición de nuevas formas de vida, a través de este principio de la selección natural, determinaron a su vez grandes cambios en el ambiente físico, alterando en consecuencia las condiciones de la evolución.

Un acontecimiento de la máxima trascendencia en la evolución del Precámbrico fue el desarrollo del aparato bioquímico de la fotosíntesis que genera el oxígeno. El oxígeno liberado como subproducto de la fotosíntesis se acumuló en la atmósfera, y determinó un nuevo ciclo de la adaptación biológica. Los primeros organismos que evolucionaron en respuesta a este cambio ambiental pudieron tan sólo tolerar el oxígeno; más tarde, las células consiguieron emplear activamente el oxígeno en su metabolismo y, con ello, obtener más energía a partir de las sustancias alimenticias.

Un segundo episodio importante en la historia del Precámbrico condujo a la aparición de un nuevo tipo de célula, en la que el material genético se halla reunido dentro de un núcleo definido y rodeado por una membrana. Estas células nucleadas están mucho más organizadas que las que carecían de núcleo. Y lo que es más importante, sólo las células nucleadas son capaces de una reproducción sexual avanzada, proceso mediante el cual las variaciones genéticas de los progenitores pueden pasar a la descendencia en forma de combinaciones nuevas. Debido a que la reproducción sexual permite que las nuevas adaptaciones se extiendan rápidamente a través de una población, su desarrollo aceleró la marcha del cambio evolutivo. Las formas de vida pluricelulares, grandes y complejas, que aparecieron y se diversificaron rápidamente a principios del Cámbrico eran, sin excepción alguna, células nucleadas.

La historia de la vida en sus últimas fases, desde los comienzos del Cámbrico, se ha venido reconstruyendo gracias, principalmente, al estudio de los fósiles conservados en las rocas sedimentarias. En los siglos XVIII y XIX, se fue viendo claramente que el registro fósil presentaba una continuidad cronológica y geográfica notable. Los depósitos fósiles forman capas identificables que pueden reconocerse en formaciones geológicas muy distantes. Los límites entre estas capas, donde una serie característica de fósiles da paso a otra, proporciona la base para dividir el tiempo geológico en eras, períodos y épocas.

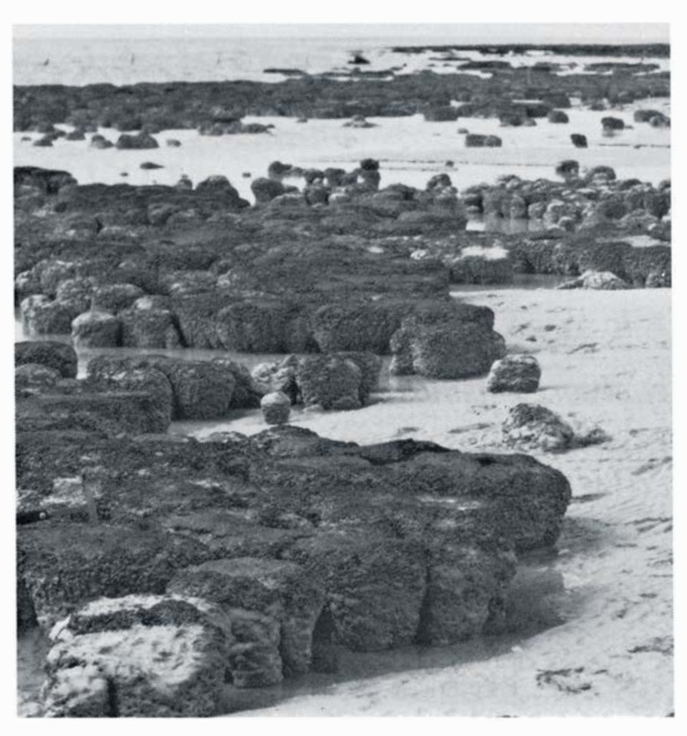
Uno de los límites más tajantes en el registro de las rocas es el que separa el período cámbrico de los períodos anteriores. Los 11 períodos del tiempo geológico desde el comienzo de la era cámbrica reciben conjuntamente el nombre de era fanerozoica, cuya traducción literal del griego se lee por era de la vida manifiesta. La era precedente se denomina llanamente era precámbrica.

Por sí misma, la escala geocronológica no fecha los depósitos fósiles; únicamente registra la secuencia de los mismos. Sin embargo, la antigüedad puede calcularse a partir de la tasa constante de descomposición de los isótopos radiactivos en la corteza terrestre. Determinando el grado de descomposición de un isótopo desde que los minerales de una unidad litológica cristalizaron, se puede datar dicha unidad y los estratos contiguos que contienen fósiles. Este tipo de estudios mediante radioisótopos, realizados en rocas de diversas partes del mundo, han permitido establecer una fecha bastante bien definida para el comienzo de la era fanerozoica:

LOS FOSILES MICROSCOPICOS de la página anterior son restos de organismos que en otro tiempo constituían la forma de vida que dominaba en la tierra. Los fósiles proceden de rocas ricas en sílice de la formación Bitter Springs, en Australia central, depositados hace aproximadamente unos 850 millones de años, esto es, a finales de la era precámbrica. Las rocas presentan la estructura estratificada de los estromatolitos, depósitos sedimentarios que estaban formados por comunidades de microorganismos en malla. De entre los fósiles precámbricos, estos ejemplares se hallan excepcionalmente bien conservados; sus paredes celulares petrificadas están formadas por materia orgánica, y han mantenido su forma tridimensional. En cuanto al tamaño, estructura y medio ecológico se parecen a las cianobacterias vivas, o algas verdeazules. Al igual que sus equivalentes modernos, se supone que las formas fósiles podían fotosintetizar, y hace aproximadamente unos mil millones de años, semejantes cianobacterias fueron las responsables de la primera liberación rápida de oxígeno en la atmósfera. Estos organismos tienen unos 60 micrometros de longitud.



LOS ESTROMATOLITOS FOSILES presentan típicamente el aspecto de montículos o columnas formadas por múltiples capas finas, amontonadas unas sobre otras. Los estromatolitos estaban constituidos por comunidades de cianobacterias y otros procariotas (células sin núcleo) en aguas poco profundas; cada capa representa una fase en el crecimiento de la comunidad. Los estromatolitos se formaron durante la mayor parte de la era precámbrica. Constituyen una fuente importante de fósiles precámbricos. Estos ejemplares se encuentran en piedras calizas de hace unos 1300 millones de años en el Glacier National Park.



ESTROMATOLITOS VIVOS fotografiados en Shark Bay, Australia. Los estromatolitos son raros en otras partes, porque fueron pasto de los invertebrados. Aquí no hay invertebrados porque el agua es demasiado salada para ellos; en la era precámbrica todavía no habían evolucionado. En cuanto al tamaño y la forma, los estromatolitos modernos se parecen mucho a las estructuras fósiles; se originan a partir del crecimiento de cianobacterias y otros procariotas en comunidades en malla. El descubrimiento de estos estromatolitos vivos ha confirmado el origen biológico de los estromatolitos fósiles *(fotografía anterior).*

empezó hace unos 570 millones de años. El mismo método indica que la tierra y el resto del sistema solar tienen una antigüedad de unos 4600 millones de años. Por consiguiente, la era precámbrica abarca unos siete octavos de toda la historia de la tierra.

Tradicionalmente, se consideró la frontera entre la era precámbrica y el período cámbrico como una discontinuidad bien marcada. En los estratos cámbricos abundan los fósiles de plantas y animales marinos: algas marinas, gusanos, esponjas, moluscos, terebrátulas y, lo que quizás es más característico de este período, los primeros artrópodos, que llevan por nombre trilobites. Durante muchos años se pensó que en los niveles inferiores del Precámbrico no había fósiles. Parecía como si la fauna del Cámbrico hubiese aparecido de repente, sin antecesores conocidos.

La vida no pudo haberse iniciado con organismos de la complejidad de los trilobites. En *El origen de las especies*, Darwin escribió: "Sobre el problema del porqué no se encuentran ricos yacimientos fosilíferos pertenecientes a los períodos... anteriores al sistema cámbrico, no puedo dar una respuesta satisfactoria... De momento, el caso queda por explicar; pero realmente puede aducirse como argumento válido en contra de los puntos de vista que aquí hemos tomado en consideración". El argumento ya no es válido, pero veinte años atrás todavía no se había encontrado una contestación definitiva.

Una parte de la respuesta se apoya en el descubrimiento de primitivos animales fósiles en rocas situadas por debajo de los estratos cámbricos más antiguos. Los fósiles comprenden restos de peces gelatinosos, varios tipos de gusanos y posiblemente esponjas; constituyen una fauna absolutamente distinta de los animales con caparazón que predominaban en el período cámbrico. Sin embargo, estos descubrimientos amplían el registro fósil a unos 100 millones de años solamente, menos del cuatro por ciento de la era precámbrica. Vale pues la pregunta: ¿y qué hubo antes?

En la década de 1950 se avanzó una explicación que iba mucho más lejos. Se ha tenido que admitir que no solamente existen muchas rocas precámbricas con fósiles, sino que también pueden encontrarse fósiles precámbricos incluso en algunos de los depósitos sedimentarios más antiguos conocidos. En un principio, estos fósiles pasaron inadvertidos debido, en gran parte, a que eran únicamente restos de formas de vida microscópica.

A comienzos del siglo XX se dio con una pista importante en la búsqueda de vida en el Precámbrico, pero su relevancia no se apreciaría plenamente hasta mucho más tarde. La pista surgió en forma de masas de calizas finamente estratificadas, descubiertas por Charles Doolittle Walcott en los estratos precámbricos del oeste estadounidense. Walcott halló numerosas estructuras en forma de montículo o de columna, integradas por muchas capas horizontales plegadas, cual si fueran enormes montones de tortas. Estas estructuras se conocen hoy con el nombre de estromatolitos (del griego *stroma*, que significa cama o cubrecama y *lithos*, que significa piedra).

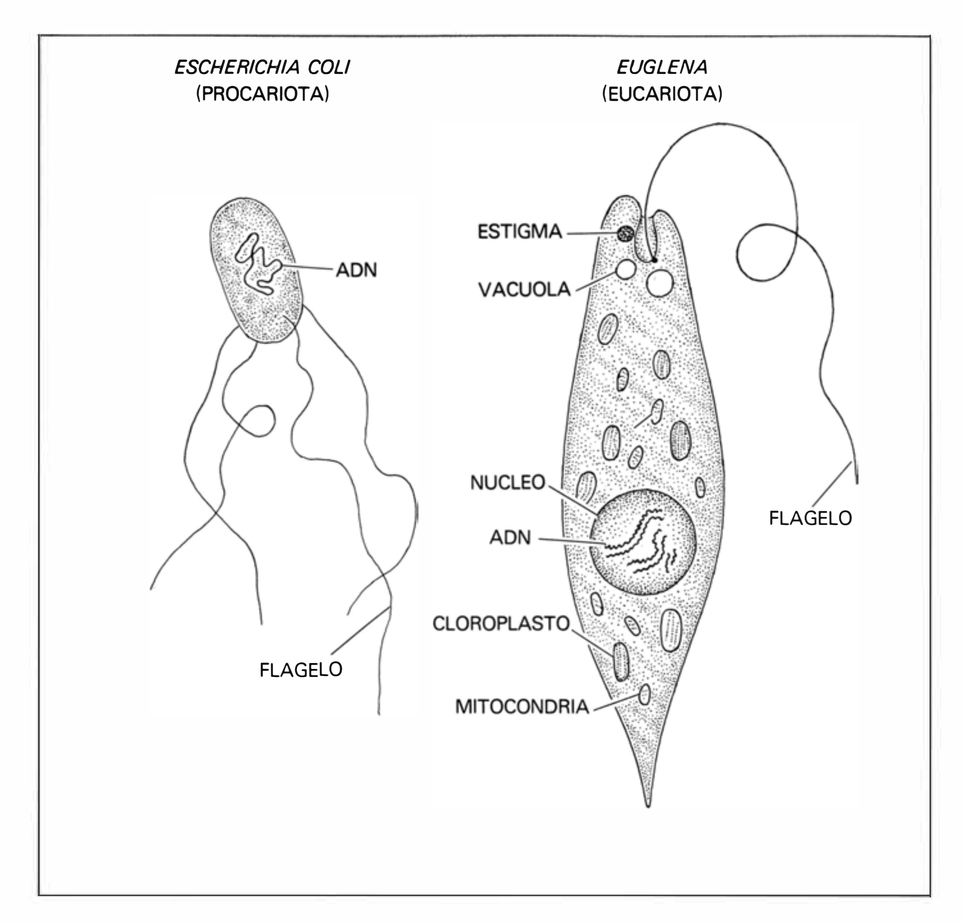
Walcott interpretó los estromatolitos como arrecifes fosilizados que se habrían formado probablemente con varios tipos de algas. Otros investigadores se mostraron escépticos, y durante muchos años se atribuyó a los estromatolitos un origen no biológico. La primera prueba convincente que apoyó la hipótesis de Walcott se obtuvo en 1954, cuando Stanley A. Tyler, de la Universidad de Wisconsin, y Elso S. Barghoorn, de la Universidad de Harvard, comunicaron el descubrimiento de plantas microscópicas fósiles en un afloramiento de rocas del Precámbrico llamado formación del Glunflint Iron, cerca del Lago Superior, en Ontario. La mayor parte de los fósiles del Gunflint, que forman capas de estromatolitos en cúpula y columna, se parecen a las modernas algas verdeazules y a las bacterias. Más recientemente, en muchos hábitats costeros, especialmente en una laguna de Shark Bay en la costa

oeste de Australia, se han hallado estromatolitos vivos. Están formados por comunidades de algas verdeazules y bacterias; recuerdan, muy de cerca, la forma de las estructuras fosilizadas del Precámbrico.

En la actualidad han identificado microfósiles en unos 45 depósitos de estromatolitos. (Todas estas comunidades fosilizadas, menos tres, han sido descubiertas durante los 10 últimos años.) En general, los fósiles se han conservado bien, las paredes celulares se han petrificado en forma tridimensional y se han convertido en una importante fuente de documentación sobre la historia primitiva de la vida. En los últimos años, la búsqueda de microfósiles precámbricos en otros tipos de sedimentos, tales como lutitas próximas a la costa, ha sido fructífera. En general, estos fósiles no están tan bien conservados como los de los estromatolitos, porque la mayoría quedaron aplastados por la presión; por otro lado, suministran información sobre la vida del Precámbrico en un hábitat totalmente diferente del de los estromatolitos, que se encuentran en aguas poco profundas.

Es sorprendente la cantidad de información que puede obtenerse de los restos fósiles de un microorganismo. Entre las características más fáciles de reconocer se cuentan el tamaño, la forma y el grado de complejidad morfológica; en circunstancias favorables se pueden distinguir incluso detalles de la estructura celular interna. No obstante, para seguir las huellas de la evolución del Precámbrico no es necesario atenerse exclusivamente al registro fósil. En el metabolismo y en las vías bioquímicas de las células vivas actuales se ha conservado todo un archivo completamente independiente. Ningún organismo vivo es bioquímicamente idéntico al de sus antepasados del Precámbrico, pero se han conservado vestigios de las primitivas vías bioquímicas. Estudiando su distribución en las formas de vida actuales, se puede deducir en ocasiones cuándo aparecieron por primera vez ciertas aptitudes bioquímicas en la secuencia evolutiva.

Todavía existe otra fuente independiente de información acerca de la primitiva progresión evolutiva que no se basa ni en los organismos vivos ni en los fósiles, sino en los registros geológicos inorgánicos. La naturaleza de los minerales que se encuentran en un determinado lugar refleja las condiciones físicas en el momento en que se depositaron los minerales, condiciones que pudieron haber experimentado la influencia de las innovaciones biológicas. A fin de comprender la aparición del oxígeno en la atmósfera primitiva, por ejemplo, hay que tomar como testimonio los tres campos de estudio. El registro mineral nos dice cuándo tuvo lu-



	PROCARIOTAS	EUCARIOTAS
ORGANISMOS REPRESENTADOS	BACTERIAS Y CIANOBACTERIAS	PROTISTAS, HONGOS, PLANTAS Y ANIMALES
TAMAÑO CELULAR	PEQUEÑO, GENERALMENTE ENTRE 1 y 10 MICROMETROS	GRANDE, GENERALMENTE ENTRE 10 Y 100 MICROMETROS
METABOLISMO Y FOTOSINTESIS	ANAEROBICO O AEROBICO	AEROBICO
MOTILIDAD	INMOVILES O CON FLAGELOS FORMADOS POR LA PROTEINA FLAGELINA	NORMALMENTE CON MOVIMIENTO, CILIOS O FLAGELOS FORMADOS POR MICROTUBULOS
PAREDES CELULARES	DE AZUCARES Y PEPTIDOS CARACTERISTICOS	DE CELULOSA O QUITINA. LOS ANIMALES CARECEN DE ELLAS
ORGANULOS	SIN ORGANULOS RODEADOS DE MEMBRANAS	MITOCONDRIAS Y CLOROPLASTOS
ORGANIZACION GENETICA	ADN CIRCULAR EN EL CITOPLASMA	ADN ORGANIZADO EN CROMOSOMAS Y RODEADO DE UNA MEMBRANA NUCLEAR
REPRODUCCION	POR DIVISION BINARIA	POR MITOSIS O MEIOSIS
ORGANIZACION CELULAR	PRINCIPALMENTE UNICELULAR	PRINCIPALMENTE PLURICELULAR, CON CELULAS DIFERENCIADAS

LA DIVISION MAS IMPORTANTE entre los organismos es la que separa las células con núcleo (eucariotas) de las que carecen de núcleo (procariotas). Los únicos procariotas son las bacterias y las cianobacterias, representados aquí por la bacteria *Escherichia coli (arriba a la izquierda)*. Todos los demás organismos son eucariotas, que comprenden plantas superiores y animales, hongos y protistas tales como *Euglena (arriba a la derecha)*. Las células eucariotas son, con mucho, las más complejas; algunos de los orgánulos que contienen, como las mitocondrias y los cloroplastos, pudieron haber derivado de procariotas que establecieron una relación simbiótica con la célula huesped. Los procariotas varían mucho en lo que respecta a su tolerancia o requerimiento de oxígeno libre; se cree que evolucionaron durante un período en que fluctuaba el oxígeno. Todos los eucariotas requieren oxígeno para su metabolismo y síntesis de diversas sustancias, y debieron aparecer después de que se hubo establecido una atmósfera rica en oxígeno. (Ilustración de Bunji Tagawa.)

gar el cambio; el registro fósil pone de manifiesto los organismos responsables, y la distribución de las aptitudes bioquímicas entre los organismos modernos sitúa el desarrollo en su propio contexto evolutivo.

A partir de la década de 1960 se llegó a la conclusión de que la mayor división entre los organismos vivos no era entre vegetales y animales, sino entre organismos cuyas células poseen núcleo y aquellos otros que carecen de núcleo. En cuanto a bioquímica, metabolismo, genética y organización intracelular se refiere, los vegetales y animales son muy similares; sin embargo, por lo que respecta a esas características, todos los organismos superiores difieren totalmente de las bacterias y de las algas verdeazules, que constituyen los principales tipos de vida no nucleada. La admisión de esta discontinuidad resultó de gran importancia para la comprensión de las primeras fases de la historia biológica.

Los organismos cuyas células poseen núcleo reciben el nombre de eucariotas, de las raíces griegas *eu-*, que significa bueno o verdadero, y *karyon*, que significa almendra o nuez. Las células que carecen de núcleo son procariotas; el prefijo *pro-* significa antes. Todas las plantas verdes y todos los animales son eucariotas. También lo son los hongos, que abarcan los mohos y las levaduras, y las protistas como *Paramecium* y *Euglena*. Los procariotas sólo comprenden dos grupos de organismos, las bacterias y las algas verdeazules. Estas últimas producen oxígeno mediante la fotosíntesis, al igual que otras algas y plantas superiores, pero tienen mayores afinidades con las bacterias que con las formas de vida eucariota. Por tanto, de ahora en adelante me referiré a las algas verdeazules con otro nombre más descriptivo: las cianobacterias.

Existen varias características importantes que distinguen a los eucariotas de los

VIAS METABOLICAS mediante las cuales las células obtienen energía a partir de los alimentos; al parecer, evolucionaron en respuesta a un aumento de oxígeno libre. En todos los organismos, la única energía utilizable derivada de la degradación de los hidratos de carbono, como la glucosa, es la fracción almacenada en los enlaces fosfato ricos en energía, simbolizados por ~ P; el resto se pierde en forma de calor. En los organismos anaeróbicos (aquellos que viven sin oxígeno) la glucosa se degrada a través de la fermentación: cada molécula de glucosa se desdobla en dos moléculas de piruvato, en el proceso llamado de glucólisis, con una ganancia neta de dos enlaces fosfato. En la fermentación bacteriana el piruvato se transforma, a través de un paso que proporciona energía no utilizable, en productos tales como ácido láctico o alcohol etílico y dióxido de carbono, que se eliminan como desechos. El sistema metabólico de los organismos aeróbicos (aquellos que requieren oxígeno) es la respiración. Se inicia con la glucólisis, pero el piruvato no es utilizado como desecho, sino como sustrato para otra serie de reacciones que constituyen el ciclo del ácido cítrico. En estas reacciones el piruvato se degrada cediendo un átomo de carbono cada vez y se combina con el oxígeno, siendo los productos finales dióxido de carbono y agua. La respiración libera mucha más energía que la fermentación, y la proporción de energía recuperada en forma útil es también mayor; como resultado se forman 36 enlaces fosfato en lugar de dos. Sin

procariotas. En el núcleo de una célula eucariota, el ADN está organizado en cromosomas y se halla rodeado de una membrana intracelular; muchos procariotas sólo poseen un simple ADN circular, que se encuentra libre en el citoplasma de la célula. Los procariotas se reproducen asexualmente mediante el proceso, relativamente sencillo, de la división binaria. Por el contrario, la reproducción asexual de las células eucariotas tiene lugar mediante el complicado proceso de la mitosis; la mayoría de los eucariotas pueden reproducirse también sexualmente a través de la meiosis y la subsiguiente fusión de las células sexuales. (La reproducción "parasexual"de algunos procariotas difiere claramente de la evolucionada sexualidad de los eucariotas.) Las células eucariotas suelen ser mayores que las procariotas, aunque la variación de los tamaños se superpone. Casi todos los procariotas son organismos unicelulares, mientras que la mayoría de los eucariotas son de mayor tamaño, complejos y pluricelulares. Un mamífero, por ejemplo, puede estar formado por miles de millones de células, altamente diferenciadas tanto por lo que se refiere a la estructura como a la función.

Una característica interesante de las células eucariotas es que en su interior hay subunidades, u orgánulos, más pequeñas, rodeadas de una membrana; las más importantes son las mitocondrias y los cloroplastos. Las mitocondrias se encuentran en todos los eucariotas, donde desempeñan un papel fundamental en la economía energética de la célula. Los cloroplastos se hallan en algunas protistas y en todas las plantas verdes; son los encargados de las actividades fotosintéticas de dichos organismos. Se ha sugerido que mitocondrias y cloroplastos debieron haber derivado evolutivamente de lo que en su día debieron ser microorganismos de vida libre, hipótesis defendida en particular por Lynn Margulis, de la Universidad de Boston. Así por ejemplo, el cloroplasto moderno derivaría de una cianobacteria que se hallaría en el interior de otra célula, y que posteriormente habría establecido una relación de simbiosis con esta última. En apoyo de esta hipótesis, se ha observado que ambos, mitocondrias y cloroplastos, contienen un pequeño fragmento de ADN cuya organización se parece de algún modo a la del ADN de los procariotas. En los últimos años, los experimentos realizados para probar esta hipótesis han aportado un gran número de datos sobre la bioquímica comparada de los microorganismos modernos, datos que al mismo tiempo proporcionan la clave de la evolución de la vida en el Precámbrico.

Entre procariotas y eucariotas media además otra diferencia importante por lo que respecta al estudio de su evolución: hasta qué punto toleran el oxígeno ambos tipos de organismos. Entre los procariotas, las exigencias de oxígeno varían mucho. Ciertas bacterias no pueden crecer o reproducirse en presencia del oxígeno; se trata de los llamados anaerobios obligados. Otras toleran el oxígeno, si bien pueden sobrevivir en su ausencia; son anaerobios facultativos. También hay procariotas que se desarrollan mejor en presencia de oxígeno, pero sólo a bajas concentraciones, muy por debajo de la concentración de la atmósfera actual. Por último, existen procariotas totalmente aeróbicos, formas que no pueden sobrevivir sin oxígeno.

En contraste con esta variedad de adaptaciones, los eucariotas presentan una norma muy firme: con muy pocas salvedades, tienen una absoluta necesidad de oxígeno, e incluso las excepciones parecen ser derivados evolutivos de organismos dependientes del oxígeno. Esta observación nos lleva a una hipótesis sencilla: los procariotas evolucionaron durante un período en el que las concentraciones de oxígeno en el ambiente no eran constantes; ahora bien, cuando aparecieron los eucariotas, la cantidad de oxígeno era ya estable y relativamente elevada.

Un hecho que indica que las células eucariotas siempre han sido aeróbicas es el de la división celular a través de mitosis, proceso que puede considerarse como una característica definitiva del grupo. Muchas células eucariotas pueden sobrevivir temporalmente en ausencia de oxígeno e incluso pueden realizar algunas funciones metabólicas; sin embargo, parece ser que ninguna célula puede experimentar la mitosis a menos que el oxígeno esté presente aunque sea en bajas concentraciones.

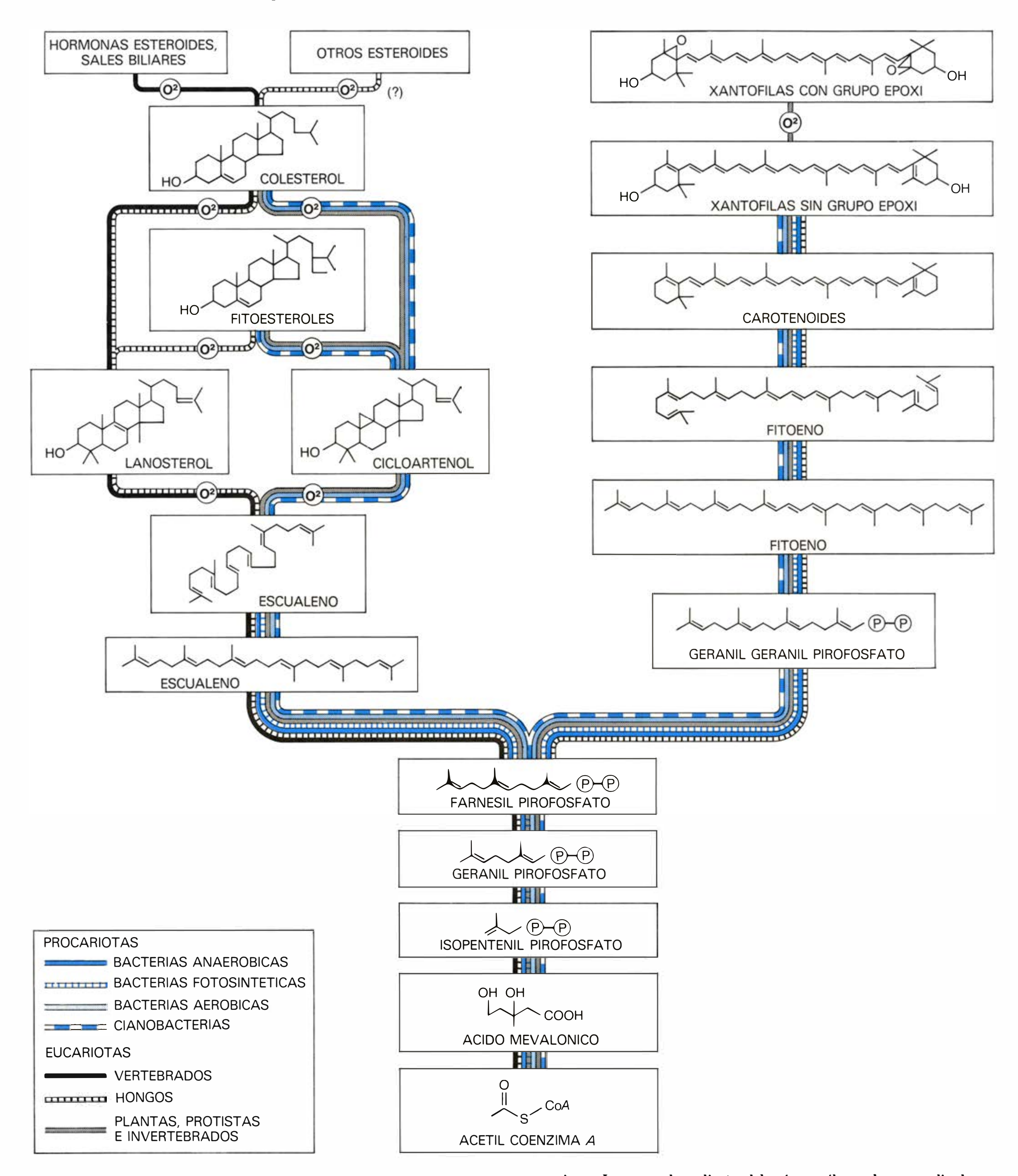
Las vías del propio metabolismo —los mecanismos bioquímicos a través de los cuales un organismo obtiene energía de los alimentos— proporcionan pruebas más detalladas. En los eucariotas, el proceso metabólico central es la respiración que, en términos generales, puede describirse como la combustión de la glucosa del azúcar con el oxígeno para producir dióxido de carbono, agua y energía. Algunos procariotas (los aeróbicos o los facultativos) también son capaces de respirar, pero muchos de ellos obtienen su energía únicamente del proceso, más simple, de la fermentación. En la fermentación bacteriana, la glucosa no se combina con el oxígeno (ni con ninguna otra sustancia extraña a la célula): se desdobla sencillamente en moléculas más pequeñas. Tanto en la respiración como en la fermentación, parte de la energía liberada a través de la descomposición de la glucosa es captada en forma de enlaces fosfato ricos en energía, normalmente en moléculas de trifosfato de adenosina (ATP). El resto de la energía se pierde en forma de calor.

El metabolismo de la respiración presenta dos componentes principales: una serie corta de reacciones químicas, que en conjunto reciben el nombre de glucólisis, y otra serie larga, llamada ciclo del ácido cítrico. En la glucólisis, una molécula de glucosa, dotada de seis átomos de carbono, se rompe en dos moléculas de piruvato, cada una de las cuales posee tres átomos de carbono. En la glucólisis no se requiere oxígeno, pero, en contrapartida, libera solamente una pequeña cantidad de energía, con una ganancia neta de dos moléculas de ATP solamente.

GANANCIA EN Ⓟ	ENERGIA TOTAL LIBERADA Ⓟ MAS CALOR (KILOCALORIAS)	ENERGIA DISPONIBLE Ⓟ (KILOCALORIAS)	RENDIMIENTO CALCULADO (PORCENTAJE)
2	57	14.6	26
2	47	14.6	31
36	686	262.8	38

embargo, el metabolismo respiratorio sólo pudo evolucionar cuando hubo suficiente cantidad de oxígeno libre; parece ser que se desarrolló simplemente introduciendo el ciclo del ácido cítrico en la vía de la glucólisis. Cuando las células aeróbicas carecen de oxígeno, muchas vuelven al metabolismo fermentativo, transformando el piruvato en ácido láctico. En los vertebrados, el ácido láctico de las células musculares es transportado al hígado donde se transforma en piruvato y se convierte en glucosa.

El combustible que se consume en el ciclo del ácido cítrico es el piruvato producido en la glucólisis. A través de una serie de reacciones controladas por enzimas, los átomos de carbono del piruvato se oxidan; las oxidaciones van unidas a otras reacciones que dan como resultado la síntesis del ATP. Por cada dos moléculas de piruvato (y, por tanto, por cada molécula de glucosa que entra en la secuencia) se forman 34 moléculas de ATP. Por consiguiente, el ciclo respiratorio completo es mucho más eficaz que la sola glucólisis. En la respiración, la proporción de energía liberada que puede recuperarse en forma útil (como ATP) es superior a la de la fermentación: aproximadamente un 38 por ciento en lugar de sólo un 30 por ciento; en la respiración, además, la energía neta que se cede a la célula es unas 18 veces mayor. Al desdoblar la glucosa en moléculas sencillas inorgánicas (dióxido de carbono y agua), la respiración libera casi toda la energía utilizable biológicamente, alma-

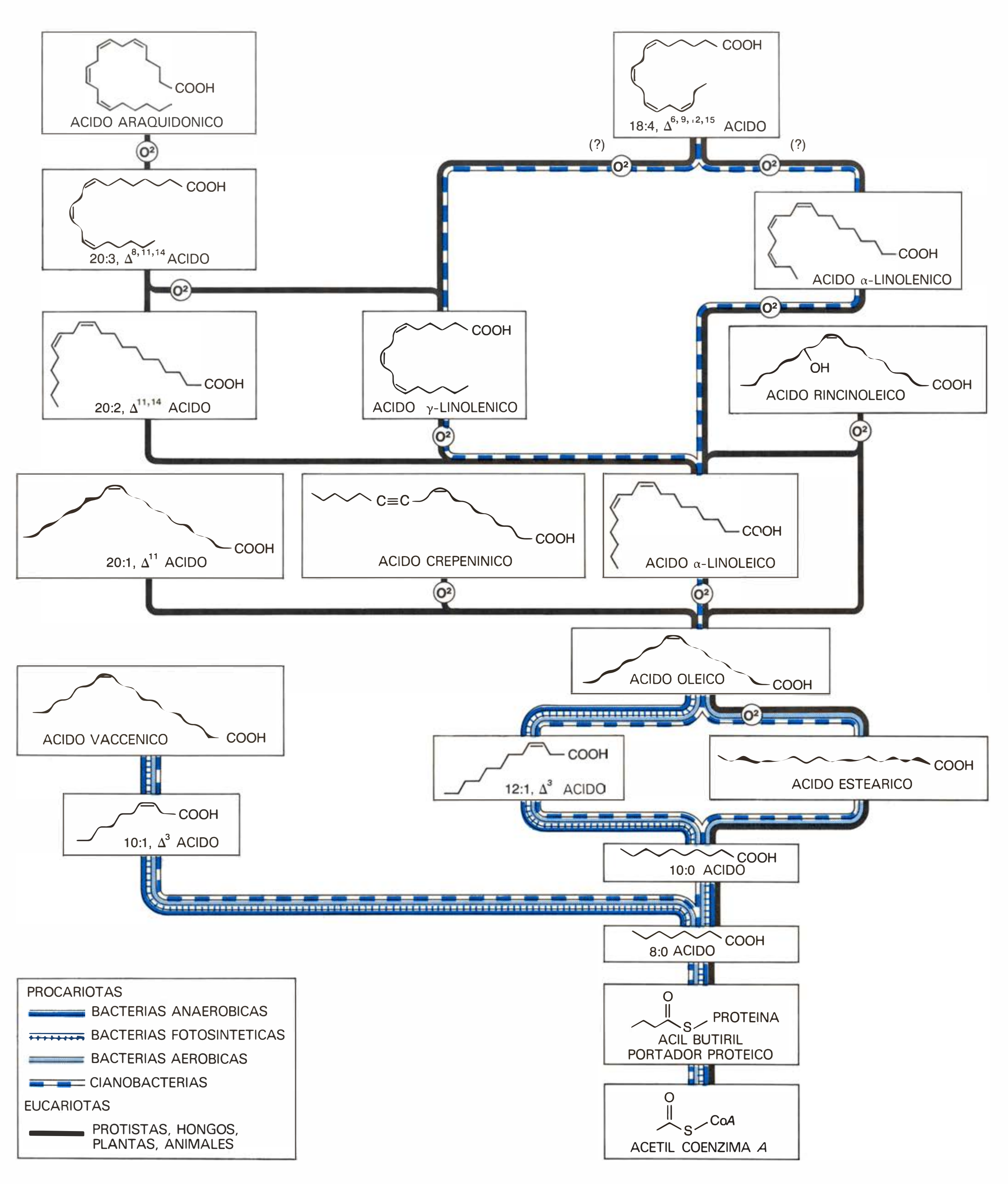


SINTESIS DE LOS ESTEROLES y de los compuestos relacionados, tales como los pigmentos carotenoides de las plantas. Dicha síntesis requiere oxígeno molecular (O_2) únicamente en los pasos próximos al final de la secuencia de reacciones. Los pasos dependientes del oxígeno sólo pueden ser realizados por organismos aeróbicos, que evolucionaron relativamente tarde en la historia de la vida del Precámbrico. Las moléculas orgánicas aparecen de forma esquemática.

cenada en los propios enlaces químicos del azúcar.

El metabolismo de los procariotas nos plantea inmediatamente una relación evolutiva entre ellos y los eucariotas: hasta cierto punto, la fermentación no se diferencia de la glucólisis. En la fermentación bacteriana, se rompe una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato, con un rendimiento neto de dos moléculas de ATP. Al igual que en la glucólisis, no se requiere oxígeno en el proceso. Pero en los procariotas anaeróbicos la vía metabólica finaliza esencialmente en el piruvato. Las reacciones posteriores sólo transforman el piruvato en compuestos tales como el ácido láctico, alcohol etílico o dióxido de carbono, que son eliminados por la célula como desechos.

La similitud entre la fermentación de los procariotas y la glucólisis de los eucariotas presenta muchos puntos en común para que sea pura coincidencia; y la suposición de una relación evolutiva entre

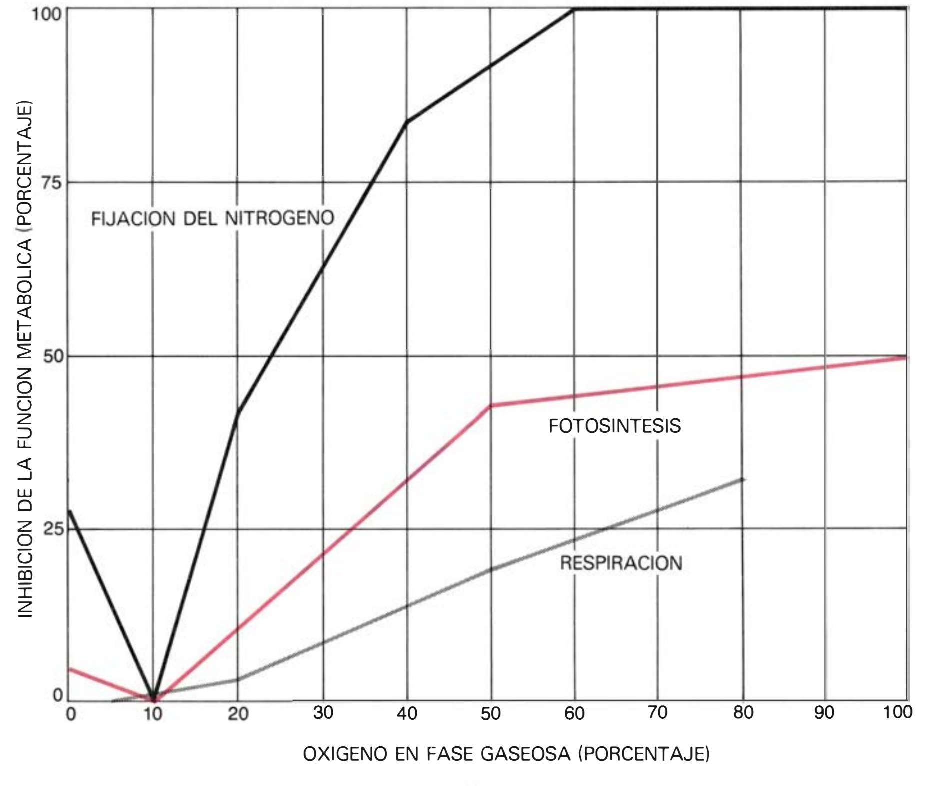


SINTESIS DE LOS ACIDOS GRASOS. Sigue también una pauta que sugiere que los pasos dependientes del oxígeno se añadieron más tarde. La mayoría de los procariotas pueden producir ácidos grasos monoinsaturados (que tienen un doble enlace), insertando el doble enlace durante el alargamiento de la molécula. Los eucariotas y algunos procariotas producen primero una moléula completamente saturada, ácido esteárico, y luego introducen dobles enlaces.

ambos grupos proporciona una explicación fácil. Es probable que la fermentación anaeróbica apareciera como un proceso productor de energía en los primeros tiempos de la historia de la vida. Cuando el metabolismo pudo disponer del oxígeno atmosférico, éste ofreció el potencial para obtener 18 veces más energía útil a partir de los hidratos de carbono: un rendimiento neto de 36 moléculas de ATP en lugar de sólo dos moléculas. Sin embargo, las reacciones dependientes del oxígeno no sustituyeron simplemente a las anaeróbicas; se añadieron a las vías anaeróbicas existentes.

En el comportamiento de algunas células eucariotas bajo condiciones de falta de oxígeno pueden encontrarse otras pruebas sobre la citada secuencia evolutiva. En las células musculares de los mamíferos, por ejemplo, el ejercicio prolongado puede precisar más oxígeno del que pueden aportar pulmones y sangre. En esas condiciones, el ciclo del ácido cítrico es insuficiente, pero las células siguen funcionando; lo hacen con eficacia reducida y sólo a través de la glucólisis. En estas condiciones de falta de oxígeno, no se consume en la célula el piruvato debido; sin embargo, ya en el hígado, puede transformarse de nuevo en glucosa (a costa de un gasto energético de seis moléculas de ATP). Es interesante señalar que el piruvato no se transporta al hígado como tal, sino transformado en ácido láctico, el cual, una vez allí, será nuevamente transformado en piruvato. Esta utilización del ácido láctico puede representar un vestigio de una vía metabólica bacteriana primitiva, que quedó suprimida en condiciones aeróbicas. Parece que la célula muscular, privada de oxígeno, revertiera a una forma de metabolismo más primitiva, totalmente anaeróbica.

El desarrollo de una estructura bioquímica dependiente del oxígeno puede seguirse también a través de un examen de las secuencias de reacciones en la síntesis de diversas moléculas biológicas. Una vez más, es de esperar que las fases de la vía de síntesis que surgió a principios del Precámbrico se produjeran en ausencia del oxígeno. Las reacciones más próximas al producto final de la vía sintética, que seguramente se añadieron en una fase más tardía, debieron requerir la presencia del oxígeno con una frecuencia cada vez mayor. La distribución de las distintas fases que requieren oxígeno entre los diversos organismos podría tener un significado evolutivo. Si sólo hubiera evolucionado una vía para la síntesis de una clase de sustancias bioquímicas, entonces sería de esperar que las formas de vida primitivas sólo presentasen los pasos anaeróbicos iniciales. Los organismos que aparecieron más tarde deberían presentar secuencias de síntesis dependientes del oxígeno cada vez más largas.



INHIBICION POR EL OXIGENO de las funciones metabólicas en las cianobacterias. Dicha inhibición sugiere que estos procariotas aeróbicos están adaptados a una concentración óptima de oxígeno de un 10 por ciento, o aproximadamente la mitad de la concentración del oxígeno en la actual atmósfera terrestre. La fijación del nitrógeno *(curva negra)* se inhibe completamente en presencia de elevados niveles de oxígeno; incluso la respiración, que requiere la presencia de oxígeno, puede estar entonces parcialmente inhibida. Los datos en que se apoya la figura corresponden a la cianobacteria *Anabaena flosaqude,* que forma heterocistos.

A primera vista podría parecer que, en los organismos aeróbicos, prácticamente todas las síntesis bioquímicas requieren oxígeno; las células eucariotas presentan relativamente poca actividad sintética en condiciones anóxicas. Sin embargo, en su mayor parte, los requerimientos de oxígeno de estas síntesis son simplemente para el metabolismo: la formación de moléculas biológicas requiere energía en forma de ATP, y la mayor parte del ATP procede del ciclo del ácido cítrico, dependiente del oxígeno. Si el ATP procede de alguna otra fuente, muchas vías sintéticas pueden proseguir inalteradas.

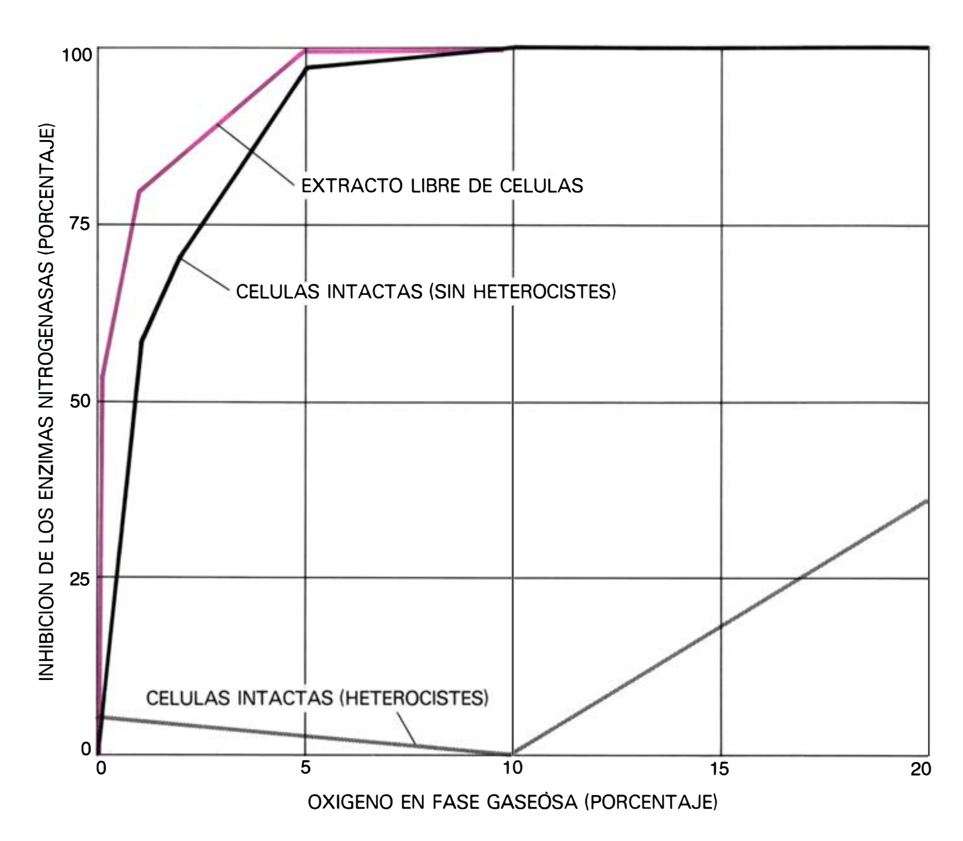
Sin embargo, algunas síntesis tienen un requerimiento intrínseco para el oxígeno, completamente independiente de las demandas metabólicas. Así por ejemplo, se requiere oxígeno molecular en la síntesis de los pigmentos biliares de los vertebrados, de la clorofila *a* en las plantas superiores y de los aminoácidos hidroxiprolina y, en los animales, la tirosina. Se ha determinado con todo detalle la dependencia del oxígeno en dos vías sintéticas concretas. Una de estas vías controla la formación de una clase de compuestos que comprende esteroles y carotenoides; la otra está relacionada con la síntesis de los ácidos grasos.

Los esteroles, como el colesterol y las hormonas esteroides, son moléculas de estructura aplanada, derivadas del escualeno, que tiene 30 átomos de carbono. Los carotenoides son derivados del fitoeno, compuesto que tiene 40 átomos de carbono; son pigmentos, como el caroteno, la sustancia amarillo-anaranjada de las zanahorias, y se encuentran en casi todos los organismos fotosintéticos. Un punto de partida común para la síntesis de ambos grupos de compuestos es el isopreno, una molécula de cinco carbonos, que constituye también la unidad repetitiva en el caucho sintético. En la síntesis biológica se unen por los extremos dos subunidades de isopreno; después se añade un tercer isopreno para formar un polímero de 15 carbonos, el farnesil pirofosfato. En este punto hay una bifurcación en la vía sintética. Por una de las ramas prosigue la síntesis uniéndose dos cadenas de farnesil para formar el escualeno, de 30 átomos de carbono, precursor de los esteroles. En la otra, se añaden cuatro subunidades de isopreno; sólo entonces se unen dos de las cadenas. En este caso el producto es el fitoeno, de 40 átomos de carbono, precursor de los carotenoides y de otros pigmentos derivados de ellos, como las xantofilas.

Hasta este punto de la vía sintética, ninguna reacción requiere la participación del oxígeno molecular. Pero el paso siguiente en la síntesis de los esteroles consiste en la

transformación de la molécula lineal del escualeno en un anillo de 30 carbonos, y esta transformación sí requiere oxígeno; lo mismo ocurre con la mayoría de los pasos subsiguientes de la síntesis del esterol. En la otra rama de la vía sintética hay algunas otras reacciones anaeróbicas, y de hecho los carotenoides pueden formarse a partir del fitoeno, sin oxígeno. Sin embargo, otras varias modificaciones de los carotenoides, como la producción de los pigmentos llamados epoxi-xantofilas, requieren oxígeno.

Es preciso hacer dos observaciones sobre la evolución de estas vías biosintéticas. Incluso en grupos de organismos que durante mucho tiempo fueron aeróbicos, los primeros pasos de la síntesis son independientes del suministro de oxígeno; sólo en las últimas fases entra el oxígeno molecular en la cadena de reacciones. De forma similar, los organismos vivos más primitivos, las bacterias anaeróbicas, sólo pueden llevar a cabo los primeros pasos de la vía sintética, los pasos anaeróbicos. Las bacterias aeróbicas más complejas y las cianobacterias fotosintéticas tienen unas vías sintéticas más largas, con algunos pasos en los que se requiere el oxígeno. Los eucariotas más evolucionados, como los animales vertebrados y las plantas superiores, tienen unas vías sintéticas largas y ramificadas con muchos pasos en los que se requiere oxígeno molecular.



INHIBICION DE LA FIJACION DEL NITROGENO en presencia del oxígeno, que se debe a la desactivación de los enzimas nitrogenasas. En extractos libres de células de la cianobacteria *Plectonema boryanum*, las nitrogenasas son inhibidas incluso por pequeñísimas cantidades de oxígeno, y las células intactas de esta especie, que no forman heterocistes, ofrecen poca protección frente a la inhibición; estos organismos pueden fijar solamente el nitrógeno en un hábitat anóxico. Las gruesas paredes celulares y otras características de las células heterocísticas, como las formadas por *Nostoc muscorum*, permiten que la fijación prosiga en un ambiente totalmente aeróbico. Los datos sugieren que la capacidad para la fijación del nitrógeno evolucionó antes de que en la atmósfera se acumularan cantidades importantes de oxígeno. (Ilustración de Dan Todd.)

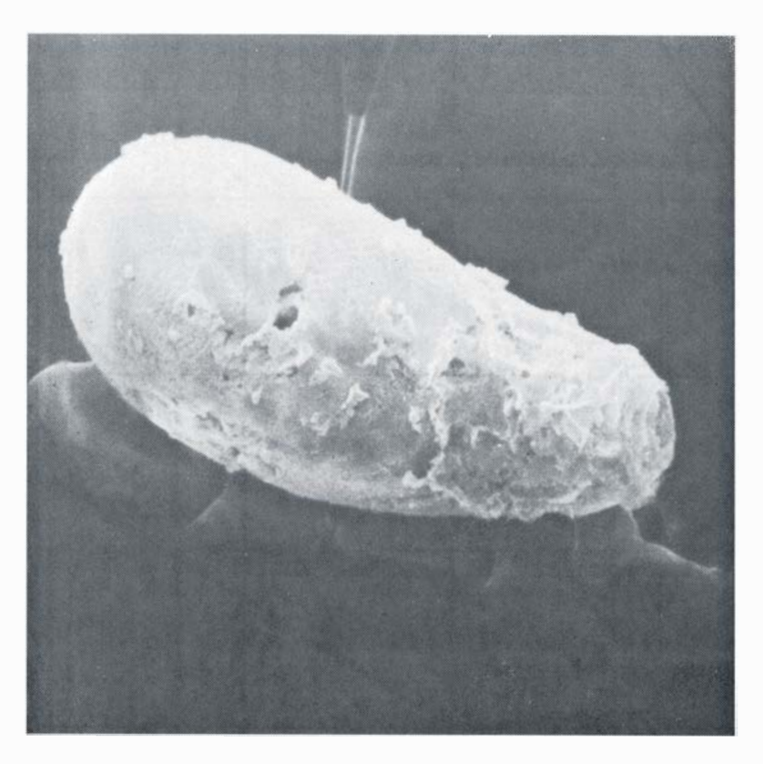
En la síntesis de los ácidos grasos y sus derivados se puede observar una pauta similar. Los ácidos grasos son compuestos de cadenas lineales de carbono que en uno de los extremos tienen un grupo carboxilo (COOH). Se dice que un ácido graso está saturado si en la cadena no hay dobles enlaces entre los átomos de carbono; está saturado con hidrógeno, que ocupa todos los puntos de enlace disponibles. Un ácido graso no saturado tiene un doble enlace entre dos átomos de carbono, o bien puede tener varios de estos dobles enlaces; por cada doble enlace se han tenido que eliminar de la molécula dos átomos de hidrógeno.

En la síntesis de los ácidos grasos, la molécula crece gracias a la adición repetida de unidades de dos carbonos en longitud. Los primeros pasos de la síntesis son idénticos en todos los organismos y dan lugar a ácidos grasos totalmente saturados. La primera ramificación de la vía sintética aparece cuando la cadena que se está formando tiene una longitud de ocho carbonos. En este punto muchos procariotas pueden introducir un doble enlace; no así los eucariotas. En la etapa siguiente, cuando la cadena saturada tiene una longitud de 10 carbonos, hay una segunda ramificación; de forma semejante, muchos procariotas pueden introducir un doble enlace en este punto, cosa que no pueden hacer los eucariotas. Independientemente del camino que se siga, el alargamiento de la cadena termina cuando se llega a los 18 carbonos. En este punto, los ácidos grasos producidos por muchos procariotas contienen un doble enlace, pero en los eucariotas el producto es siempre una molécula totalmente saturada, el ácido esteárico. Ninguno de los pasos de esta secuencia, tanto en los procariotas como en los eucariotas, requiere oxígeno molecular.

Si no fueran posibles posteriores transformaciones de los ácidos grasos, las células eucariotas serían incapaces de sintetizar cualquiera de las formas excepto las totalmente saturadas. De hecho, mediante el proceso de la desaturación oxidativa se pueden producir otras modificaciones en las que se forman dobles enlaces, eliminando dos átomos de hidrógeno y combinándolos con oxígeno para formar agua. La desaturación oxidativa sólo puede tener lugar en presencia de oxígeno molecular (O_2). A través de este mecanismo las cianobacterias producen ácidos grasos insaturados con dos, tres y cuatro dobles enlaces, y los eucariotas forman ácidos grasos poliinsaturados (con múltiples enlaces dobles).

Al igual que ocurría en la síntesis de los esteroides y los carotenoides, el análisis de la vía sintética de los ácidos grasos apoya un tipo de evolución bioquímica en la que la mayor disponibilidad de oxígeno atmosférico desempeñó un papel central. Los primeros pasos de la secuencia sintética son comunes a todos los organismos capaces de formar ácidos grasos, y en los organismos más primitivos éstos son los únicos pasos posibles. De ahí que las reacciones que tienen lugar al principio de la secuencia bioquímica, también se desarrollaron al parecer en los comienzos de la historia de la vida; todos estos primeros pasos son anaeróbicos. Los organismos que se supone que aparecieron algo más tarde (como las bacterias aeróbicas y las cianobacterias) tienen vías de síntesis más largas, incluyendo algunos pasos de desaturación oxidativa. En los eucariotas más avanzados hay una mayor proporción de pasos dependientes del oxígeno.

Las comparaciones del metabolismo y de la bioquímica entre procariotas y eucariotas proporciona, pues, una prueba irrefutable de que el último grupo apareció únicamente después de que en la atmósfera se acumulara una cantidad importante de oxígeno. Por consiguiente, resulta interesante preguntarse cuándo aparecieron por primera vez las células eucariotas.





LAS PRIMERAS CELULAS EUCARIOTAS pueden estar representadas entre los microfósiles precámbricos. La célula en forma de calabaza de la izquierda, procedente de las lutitas del Gran Cañón, cuya antigüedad se fecha en unos 800 millones de años, es morfológicamente más compleja que cualquier procariota conocido; y también es mayor, pues mide aproximadamente unos 100 micrometros de longitud. La segunda célula de la izquierda tiene unos dos

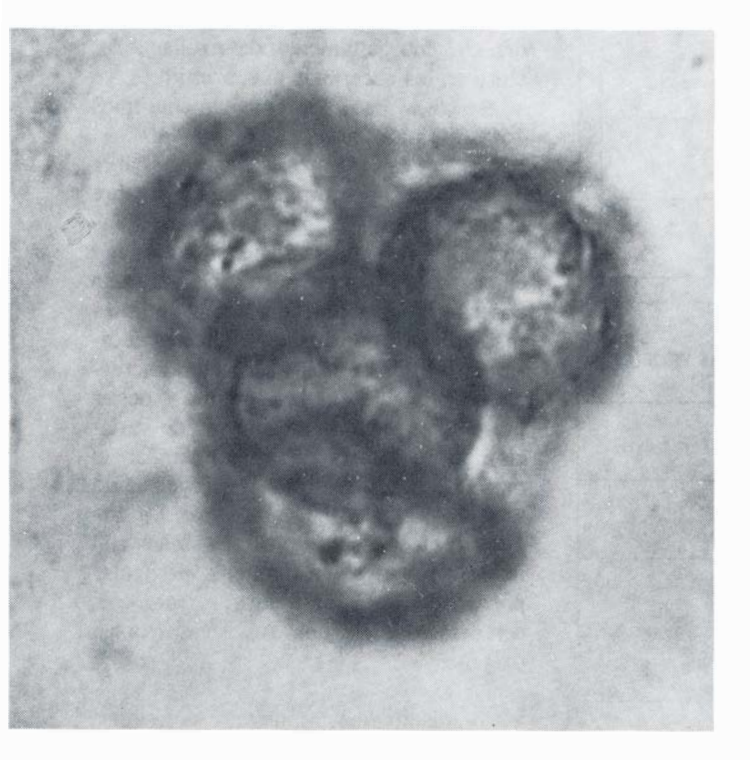
Es evidente que una atmósfera rica en oxígeno no pudo haberse desarrollado después de este importante suceso evolutivo.

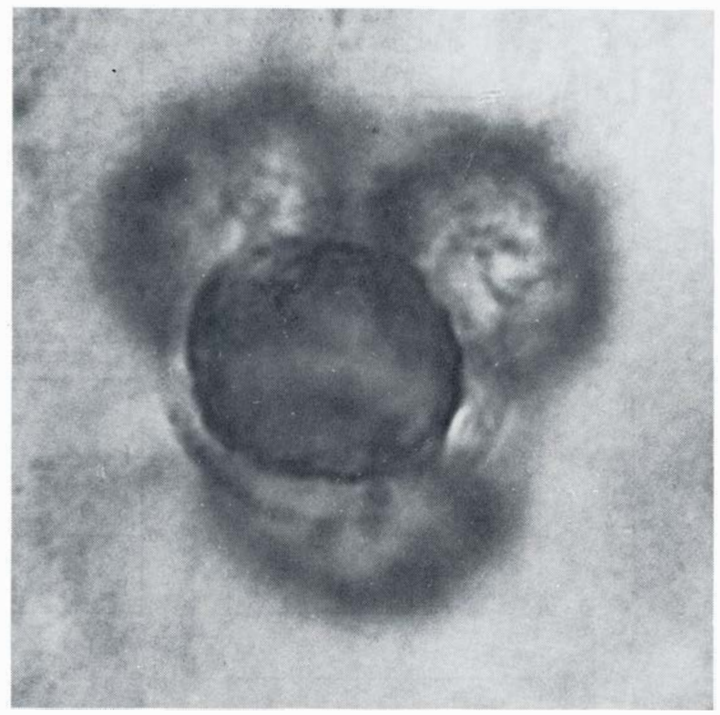
Para fechar el origen de los eucariotas nos servimos, en primera instancia, del registro fósil. Sin embargo, debido a que este campo de estudio es muy reciente, la información de que se dispone resulta escasa y a menudo difícil de interpretar. No suele ser una tarea fácil identificar si un organismo unicelular microscópico es eucariota, a través del mero examen de sus restos fosilizados. Aun cuando un fósil haya sido identificado sin lugar a dudas como eucariota, los métodos de isótopos radiactivos de que se dispone para fecharlo raramente pueden darnos una edad exacta. Como mucho, estos métodos tienen una precisión de sólo un 5 por ciento, en más o en menos. Además, las determinaciones de edad se realizan generalmente en rocas que se fundieron tiempo atrás, tales como las lavas volcánicas, mientras que los fósiles se encuentran en depósitos sedimentarios. En consecuencia, lo normal es que no se pueda datar el estrato mismo del fósil; se le asigna una edad algo aproximada entre las edades respectivas de la unidad litológica fechable superior y la inferior más inmediata.

A pesar de estas dificultades, se dispone ya de pruebas sólidas de la existencia de fósiles eucariotas en rocas que son cientos de millones de años más antiguas que los primeros estratos fanerozoicos. Las pruebas son de dos tipos: microfósiles que presentan una morfología o una organización compleja, que se considera de carácter eucariota, y la presencia de células fósiles cuyo tamaño es típico solamente de los eucariotas.

Las pruebas de la relativa complejidad de un fósil microscópico son las siguientes: (1) filamentos ramificados, formados por células con claros tabiques transversales y que recuerdan los hongos actuales o las algas verdes, procedentes de la formación Olkhin de Siberia, depósito que se cree que puede tener unos 725 millones de años de antigüedad (pero con una edad fijada entre los 680 y los 800 millones de años); (2) microfósiles complejos, en forma de botella, procedentes de la formación Kwagunt, en la parte oriental del Gran Cañón, que se les supone unos 800 (o desde 650 hasta 1150) millones de años de antigüedad; (3) fósiles de algas unicelulares que contienen membranas intracelulares y cuerpos pequeños y densos que pueden representar orgánulos conservados, procedentes de la formación Bitter Springs, en el centro de Australia, que datan aproximadamente de hace unos 850 millones de años (o entre 740 y 950); (4) un grupo de cuatro células parecidas a esporas, con una configuración tetraédrica, que podrían haberse producido por mitosis o posiblemente por meiosis, también procedentes de las rocas de Bitter Springs; (5) células espinosas o algas enquistadas, de varios centenares de micrometros de diámetro y con afinidades indiscutibles con los organismos eucariotas, procedentes de pizarras de Siberia, que se supone que tienen unos 950 millones de años de antigüedad (entre 750 y 1050); (6) filamentos muy ramificados, de gran diámetro y raramente con paredes transversales, semejantes en algunos aspectos a ciertas algas eucariotas verdes o amarilloverdosas, procedentes de la dolomía de Beck Spring, al sudeste de California (1300, o entre 1200 y 1400 millones de años de antigüedad), y de la dolomía Skillogalee, al sur de Australia (850, o entre 740 y 867 millones de años de antigüedad); (7) microfósiles esferoidales descritos como presentando paredes dobles y con "hendiduras centrales" en su superficie, y que pueden representar una fase de enquistamiento de un alga eucariota, procedentes de pizarras de hace unos 1400 millones de años (o entre 1280 y 1450), en la formación McMinn, en el norte de Australia; (8) un grupo tetraédrico de cuatro pequeñas células, semejantes a esporas producidas por división celular mitótica de algunas algas verdes, procedentes de la dolomía de Amelia, en el norte de Australia, de unos 1500 millones de años de antigüedad (o entre 1390 y 1575); (9) fósiles unicelulares que dan la sensación de estar excepcionalmente bien conservados y que parecen contener pequeñas estructuras rodeadas de membranas que podrían ser restos de orgánulos, procedentes de la dolomía de Bungle-Bungle, en la misma región que la dolomía de Amelia y de una antigüedad semejante.

Por consiguiente, los fósiles más primi-





milímetros de diámetro y por consiguiente es unas 30 veces mayor que el más grande de los procariotas esferoidales; se encontró en las lutitas de Utah, con unos 950 millones de años de antigüedad. El racimo de células de las dos fotos de la derecha procede de sedimentos de Australia; su antigüedad se cifra en unos 850 millones de años. Las células miden 10 micrometros de ancho; su disposición tetraédrica sugiere que se formaron a partir de mitosis, o quizá meiosis.

tivos de estructura afín a los eucariotas tienen probablemente algo menos de 1500 millones de años. En sedimentos más antiguos se han descubierto numerosos tipos de microfósiles, pero ninguno de ellos parece ser un candidato idóneo para identificarlo como un eucariota. Por ejemplo, los bien estudiados fósiles canadienses de las formaciones de hierro de las islas Gunflint y Belcher, que tienen unos dos mil millones de años de antigüedad, se ha interpretado como exclusivamente procariotas.

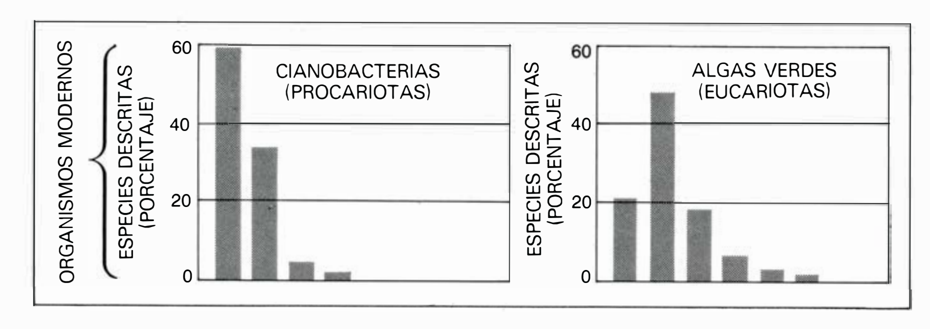
El testimonio de estos ejemplares todavía raros e insólitos se puede verificar mediante estudios estadísticos de los tamaños de los microfósiles conocidos del Precámbrico. La gama de tamaños de los procariotas y eucariotas se superpone, de suerte que un fósil determinado no siempre puede ser clasificado con seguridad basándose únicamente en el tamaño; sin embargo, catalogando los tamaños medidos en una muestra grande de fósiles podemos determinar si hay o no células eucariotas. Entre las especies modernas de cianobacterias esferoidales, aproximadamente un 60 por ciento son muy pequeñas, de menos de cinco micrometros de diámetro; de las especies restantes, sólo unas pocas superan los 20 micrometros, y ninguna los 60 micrometros. Los eucariotas unicelulares, como las algas verdes o rojas, pueden ser mucho mayores. En general se hallan entre los cinco y los 60 micrometros, pero un porcentaje no desdeñable de especies vivientes superan los 60 micrometros, y unas pocas los 1000 micrometros (un milímetro).

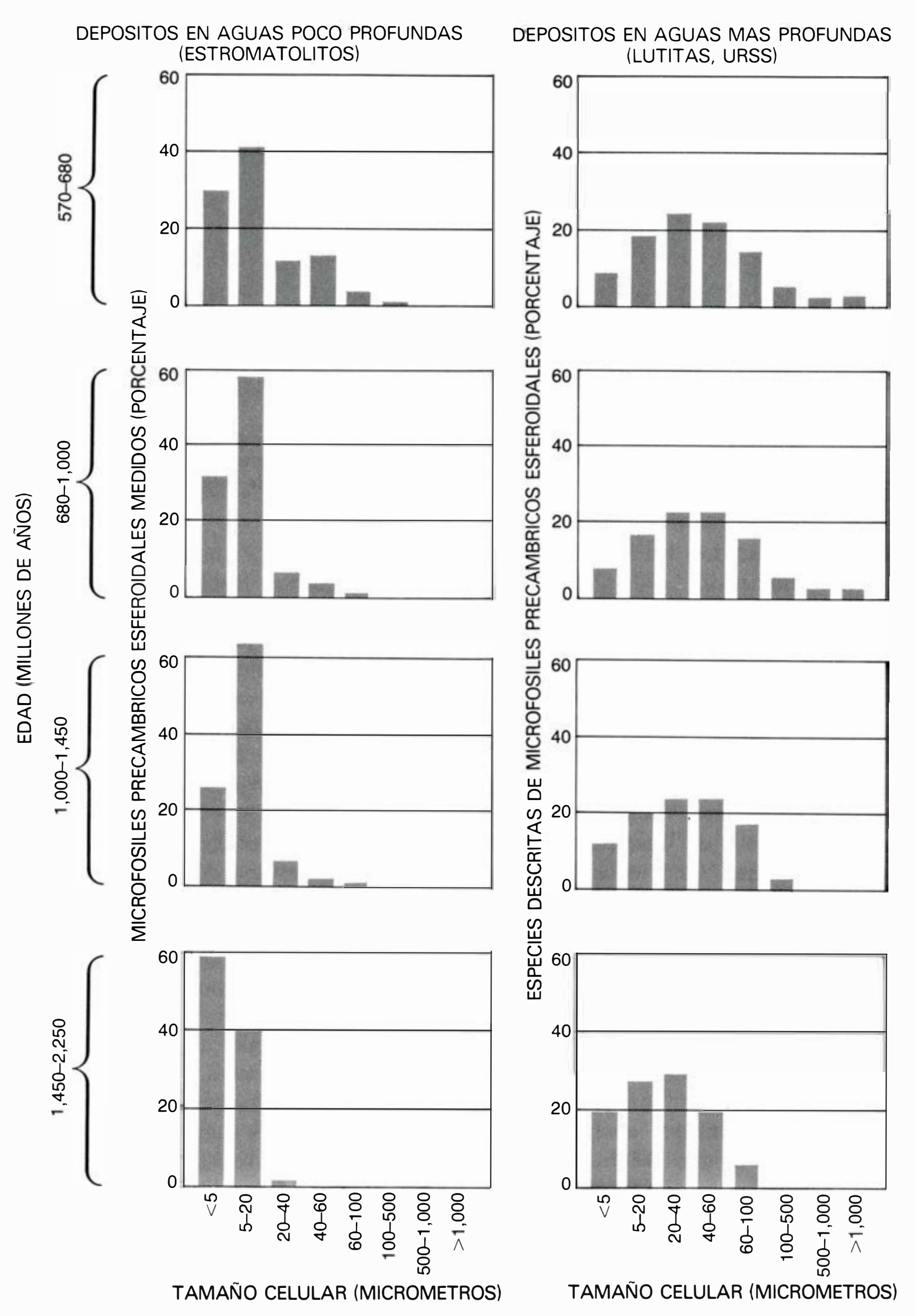
Se han tomado medidas sistemáticas del tamaño de unas 8000 células fósiles procedentes de 18 depósitos precámbricos muy dispersos. A partir de estos datos se puede deducir algunas conclusiones previas. En rocas de más de unos 1450 millones de años no se conocen células de tamaño superior a los 100 micrometros, y por consiguiente de dimensiones claramente eucariotas. Casi todos los fósiles unicelulares procedentes de rocas de esta antigüedad, tanto si crecieron en estromatolitos de aguas poco profundas como si fueron depositados en lutitas a cierta distancia de la línea costera, son de tamaño procariota.

Las células de tamaño superior al de los procariotas modernos (de más de 60 micrometros de diámetro) abundaron primero en rocas de unos 1400 millones de años de antigüedad. Al parecer, las algas de este tipo eran especies que flotaban libremente, en vez de formar mallas; por consiguiente, son muy comunes en las lutitas, sedimentos depositados en aguas más profundas. Estos fósiles, del tamaño de los eucariotas, se conocían ya desde hacía años en China y en la Unión Soviética, en lutitas de dicha época. Recientemente se han descubierto también células de más de 100 micrometros de diámetro en piedras calizas de Newlad, en Montana, y se han encontrado células de más de 600 micrometros de tamaño (10 veces la talla del mayor procariota esferoidal) en la formación de McMinn, Australia; la edad de ambos depósitos fosilíferos es de unos 1400 millones de años.

En sedimentos precámbricos algo más recientes se encuentran células de mayor tamaño, fósiles de más de un milímetro de diámetro (alguno llega hasta los ocho milímetros). Fueron descritos por primera vez en 1899 por Walcott, quien los descubrió en rocas del Gran Cañón. A partir de entonces se han venido hallando por todo el mundo en casi una docena de otras unidades litológicas. Los más antiguos parecen ser los de Utah y los de Siberia, de unos 950 millones de años, así como otros procedentes del norte de la India que podrían ser todavía más antiguos (entre 910 y 1150 millones de años).

Así pues, los estudios morfológicos y las investigaciones sobre el tamaño de los fósiles unicelulares sugieren que hay una interrupción en el registro fósil entre hace unos 1400 y 1500 millones de años. Por debajo de ese nivel, las células con caracteres eucariotas son raras o no existen; por encima de él, van siendo cada vez más frecuentes. Además, los datos dan a entender que la diversificación de los eucariotas empezó poco después de haber aparecido la primera célula típica, al parecer dentro de los siguientes centenares de millones de años. Hace aproximadamente unos mil millones de años debió producirse un importante aumento en el tamaño celular, en la complejidad morfológica y en la diversidad de las especies. Todos estos indicios sugieren también, por su-





EL TAMAÑO DE LAS CELULAS FOSILES proporciona pruebas sobre el origen de los eucariotas. Se midieron microfósiles esferoidales de varias edades y se les clasificó, según el tamaño, en ocho categorías; se siguió un procedimiento similar con miembros esferoidales de dos grupos de microorganismos modernos, las cianobacterias procariotas y las algas clorofíceas eucariotas. La variación de los tamaños en las especies modernas se superpone, pero las células mayores sólo se observan entre los eucariotas. Los fósiles más antiguos estudiados presentan una distribución de tamaños similar a la de los procariotas, pero las unidades litológicas precámbricas de menos de 1450 millones de años incluyen células más grandes que probablemente son eucariotas, y la proporción de células de mayor tamaño aumenta en los períodos posteriores. Las células mayores tienden a ser más abundantes en las lutitas que en los sedimentos estromatolíticos. Puesto que las lutitas se fueron depositando a una cierta distancia de la línea costera, ello se explicaría mejor dentro de la hipótesis de que primeros eucariotas flotarán libremente que si, por el contrario, se estructurasen en mallas.

puesto, que el metabolismo, dependiente del oxígeno, altamente desarrollado incluso en los eucariotas más primitivos, ya se estableció hacę aproximadamente unos 1500 millones de años.

Los procariotas, que debieron haber disfrutado del predominio exclusivo sobre la tierra antes de la aparición de las células eucariotas, presentaban menor diversidad en cuanto a la forma, pero probablemente poseían un metabolismo y una bioquímica más variados que sus descendientes eucariotas. Al igual que los procariotas actuales, es probable que las antiguas especies presentaran un amplio margen de variación por lo que respecta a su tolerancia al oxígeno, desde la intolerancia absoluta hasta la necesidad imprescindible. En este aspecto, un grupo de procariotas, las cianobacterias, tienen un interés particular por haber sido en gran parte responsables del desarrollo de una atmósfera rica en oxígeno.

Lo mismo que las plantas superiores, las cianobacterias realizan la fotosíntesis aeróbica, proceso cuyo efecto completo (aunque no en cuanto al mecanismo) es el opuesto de la repiración. La energía de la luz solar se utiliza para producir hidratos de carbono a partir del agua y del dióxido de carbono, y se libera oxígeno molecular en forma de subproducto. Las cianobacterias pueden tolerar el oxígeno que producen, y pueden utilizarlo tanto metabólicamente (en la respiración aeróbica) como en las vías sintéticas que parecen ser dependientes del oxígeno (verbigracia, la síntesis de la clorofila *a*). Sin embargo, la bioquímica de las cianobacterias difiere de la bioquímica de las plantas verdes eucariotas y sugiere que el grupo se originó durante un tiempo en que fluctuaba la concentración de oxígeno. Así por ejemplo, aunque muchas cianobacterias pueden producir ácidos grasos insaturados mediante la desaturación oxidativa, algunas de ellas pueden utilizar también el mecanismo anaeróbico que consiste en añadir un doble enlace durante la prolongación de la cadena. De una forma similar, la síntesis dependiente del oxígeno de ciertos esteroles puede ser realizada por algunas cianobacterias, pero la cantidad de esteroles producidos de esta forma es ínfima, comparada con las cantidades típicas de los eucariotas. En otras cianobacterias, estos esteroles no se encuentran en absoluto, ya que la vía biosintética se termina después del último paso anaeróbico: la formación del escualeno. De ahí que, por su bioquímica, las cianobacterias parecen ocupar una posición intermedia entre los anaerobios y los eucariotas.

En el metabolismo, las cianobacterias ocupan también una posición intermedia. Actualmente prosperan en ambientes

completamente oxigenados, pero los experimentos fisiológicos indican que, para muchas especies, el crecimiento óptimo se obtiene con una concentración de oxígeno aproximadamente del 10 por ciento, que es sólo la mitad de la concentración en la atmósfera actual. Tanto la fotosíntesis como la respiración se ven cada vez más inhibidas cuando la concentración del oxígeno excede el nivel óptimo. Recientemente se ha descubierto que algunas cianobacterias pueden conectar o desconectar la maquinaria celular del metabolismo aeróbico según las disponibilidades de oxígeno. En condiciones anóxicas, estas especies no solamente detienen la respiración sino que también adoptan una forma anaeróbica de fotosíntesis, empleando ácido sulfhídrico (SH_2) en lugar de agua, y liberando sulfuro en vez de oxígeno. Probablemente esta aptitud del metabolismo anaeróbico sea una reliquia de una fase primitiva en el desarrollo evolutivo del grupo.

Otra actividad de algunas cianobacterias que parece reflejar una adaptación primitiva a las condiciones anóxicas es la fijación del nitrógeno. El nitrógeno es un elemento esencial de la vida, pero biológicamente sólo es útil en forma "fijada", por ejemplo, combinado con hidrógeno en el amoníaco (NH_3). Solamente los procariotas son capaces de fijar el nitrógeno (aunque a menudo lo hacen en las relaciones simbióticas con plantas superiores). El complejo específico de enzimas para la fijación, las nitrogenasas, es muy sensible al oxígeno. En extractos libres de células, las nitrogenasas son parcialmente inhibidas por tan sólo un 0,1 por ciento de oxígeno libre, y quedan inactivadas irreversiblemente a los pocos minutos de someterlas a concentraciones de oxígeno de sólo un 5 por ciento, aproximadamente.

Este complejo enzimático únicamente pudo haberse originado bajo condiciones anóxicas; hoy sólo puede actuar si se halla protegido de la atmósfera. Muchas bacterias que fijan el nitrógeno obtienen esta protección adoptando simplemente un hábitat anaeróbico, pero entre las cianobacterias se ha desarrollado una estrategia diferente: los enzimas nitrogenasas se encuentran protegidos en células especializadas, llamadas heterocistos, cuyo medio interno es anóxico. Los heterocistos carecen de ciertos pigmentos esenciales para la fotosíntesis, y por tanto no producen oxígeno por sí mismos. Poseen gruesas paredes celulares y están rodeados de una envoltura mucilaginosa que retarda la difusión del oxígeno hacia el interior de la célula. Además, poseen enzimas repiratorios que consumen rápidamente cualquier oxígeno no combinado que haya podido penetrar.

Al estar revestidos de esas gruesas paredes celulares, los heterocistos deberían ser fácilmente identificables en el material fósil. De hecho se han identificado posibles heterocistos en distintas unidades litológicas precámbricas, teniendo los más antiguos unos 2200 millones de años. Si estas células son realmente heterocistos, deben tomarse como señal de que por aquel entonces había oxígeno libre, al menos en pequeñas concentraciones.

La fijación del nitrógeno supone un elevado coste energético; por consiguiente, la capacidad para utilizarlo debería proporcionar una ventaja selectiva sólo cuando el nitrógeno fijado fuese escaso. Actualmente, las principales fuentes de nitrógeno fijado son biológicas e industriales, pero el nitrato utilizable biológicamente (NO_3^-) se forma por la reacción entre el nitrógeno atmosférico y el oxígeno. En la atmósfera anóxica del Precámbrico primitivo, es evidente que este último mecanismo no debió ser posible. La falta de oxígeno en la atmósfera también tuvo que reducir indirectamente la concentración del amoníaco a niveles muy bajos. El amoníaco se disocia en nitrógeno e hidrógeno mediante radiación ultravioleta, la mayor parte de la cual se filtra actualmente a través de una capa de ozono (O_3) en las regiones altas de la atmósfera; sin oxígeno libre debía haber muy poco ozono, y sin esa defensa atmosférica protectora, el amoníaco debió ser rápidamente destruido.

Es probable que la capacidad para la fijación del nitrógeno se desarrollara muy pronto en el Precámbrico entre los primitivos organismos procariotas, y en un ambiente en el que el nitrógeno fijado era escaso. La vulnerabilidad de los enzimas de la nitrogenasa a la oxidación carecía por tanto de consecuencias, puesto que en la atmósfera había poco oxígeno. Más tarde, a medida que las actividades fotosintéticas de las cianobacterias determinaron un incremento del oxígeno atmosférico, algunos fijadores del nitrógeno adoptaron un hábitat anaeróbico y otros desarrollaron heterocistos. Para cuando aparecieron los eucariotas, según parece unos 500 millones de años después, el oxígeno era abundante y el nitrógeno fijado (tanto en forma de NH_3 como de NO_3^-) era probablemente menos escaso; por consiguiente, los eucariotas nunca desarrollaron los enzimas necesarios para la fijación del nitrógeno.

Actualmente, el oxígeno liberado por la fotosíntesis de las plantas verdes, las cianobacterias y algunas protistas es responsable de la síntesis de la mayoría de sustancias orgánicas del mundo. Sin embargo, no es el único mecanismo de fotosíntesis. Los otros sistemas están confinados a unos pocos grupos de bacterias que, en una escala global, parecen tener hoy poca importancia, pero que debieron ser mucho más relevantes en el pasado geológico.

Los distintos grupos de bacterias fotosintéticas difieren entre sí en cuanto a su pigmentación, pero se asemejan en un aspecto importante; en efecto, a diferencia de la fotosíntesis de las cianobacterias y los eucariotas, toda la fotosíntesis bacteriana constituye un proceso totalmente anaeróbico. El oxígeno no es un subproducto de la reacción, y la fotosíntesis no puede realizarse en presencia del oxígeno. Mientras que, al parecer, en las plantas verdes se requiere el oxígeno para la síntesis de clorofila *a*, el oxígeno inhibe la síntesis de las bacterioclorofilas.

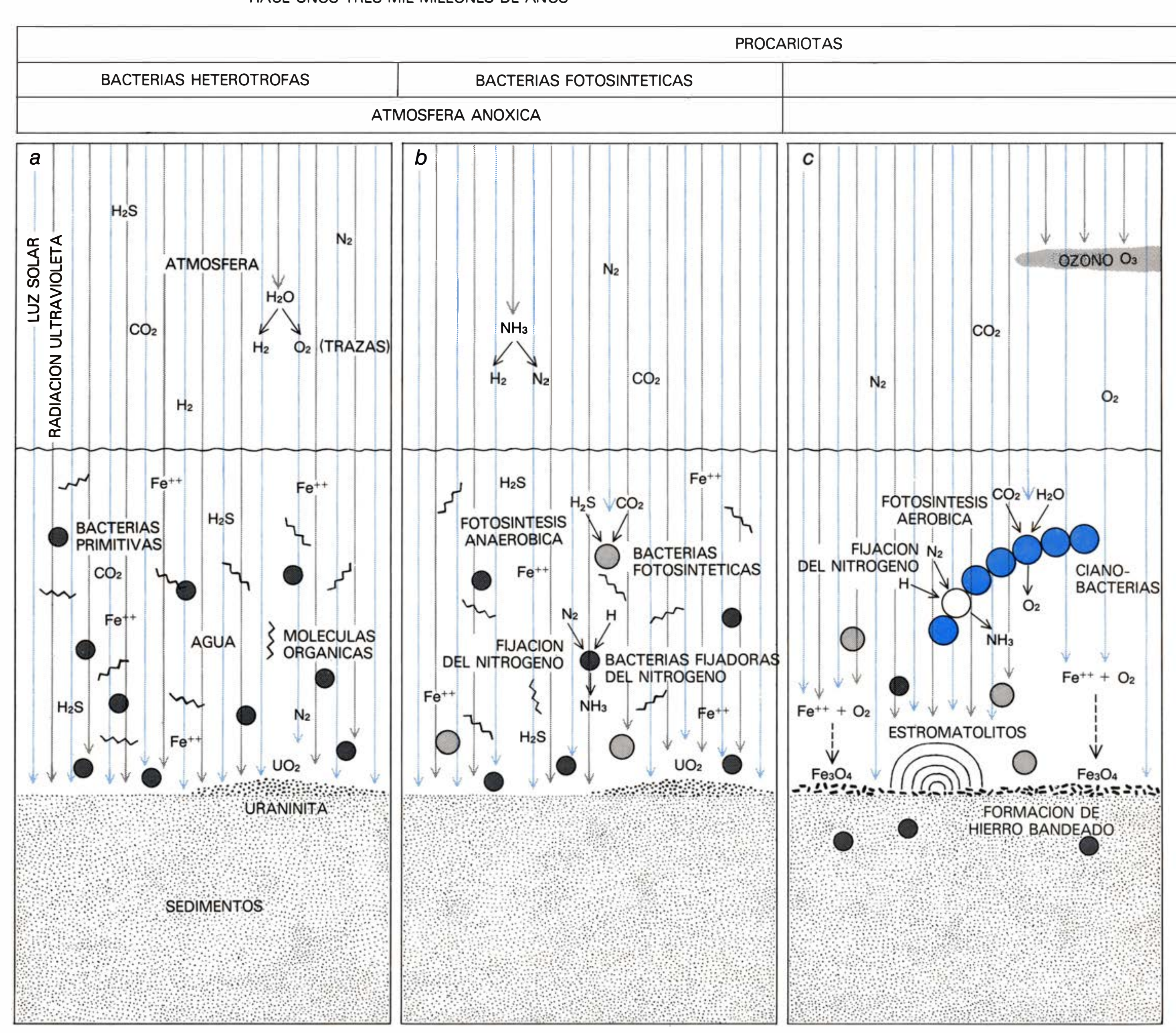
Se diría que la naturaleza anaeróbica de la fotosíntesis bacteriana presenta una paradoja: los organismos fotosintéticos prosperan cuando la luz es abundante, pero estos ambientes también son en general los que tienen mayores concentraciones de oxígeno, el cual emponzoña la fotosíntesis bacteriana. Estas necesidades contradictorias se pueden explicar si se supone que la fotosíntesis anaeróbica evolucionó entre las bacterias primitivas a principios del Precámbrico, cuando la atmósfera era esencialmente anóxica. Por tanto, los fotosintetizadores pudieron haber vivido en comunidades en forma de mallas, en aguas poco profundas y a plena luz solar.

Algo más tarde, dichas bacterias dieron lugar a los primeros organismos capaces de la fotosíntesis aeróbica, los precursores de las modernas cianobacterias. Para las bacterias fotosintéticas anaeróbicas, el oxígeno molecular liberado por estas cepas mutantes era una toxina, y el resultado fue que los fotosintetizadores aeróbicos pudieron suplantar a los anaeróbicos en las partes superiores de dichas comunidades en malla. Las especies anaeróbicas se adaptaron a las partes inferiores de las mallas, donde hay menos luz, y también una menor concentración de oxígeno. Muchas bacterias fotosintéticas ocupan hoy esos hábitats.

Sin duda, las bacterias fotosintéticas no fueron los primeros organismos vivos, pero la historia de la vida a lo largo del período que precedió a su aparición permanece todavía obscura. No obstante, la escasa información que puede deducirse de este primer período concuerda con la idea de que entonces el ambiente era fuertemente anóxico. Una línea sugestiva de investigación se apoya en la suposición de que, entre los organismos contemporáneos nuestros, aquellos que tienen una estructura y bioquímica más sencillas son, probablemente, los que están relacionados de un modo más intenso con las primitivas formas de vida. Estos organismos sumamente sencillos son las bacterias de tipo clostrídeo y metanógeno; y todos ellos son anaeróbicos obligados.

Existe incluso una base para afirmar que las condiciones anóxicas debieron haber predominado por el tiempo en que la vida apareció por vez primera sobre la tierra. El argumento se apoya en los muchos experimentos de laboratorio que han demostrado la síntesis de compuestos orgánicos bajo condiciones que simulan las del planeta primitivo. Estas síntesis son inhibidas incluso por pequeñas concentraciones de oxígeno molecular. Por tanto, parece ser que la vida probablemente no habría aparecido si la atmósfera primitiva hubiese sido rica en oxígeno. También resulta significativo que los materiales de partida para estos experimentos contengan a menudo sulfhídrico y monóxido de carbono (CO) y que, en muchas de las reacciones, un producto intermedio sea el cianhídrico (HCN). Estos tres compuestos son gases venenosos, y resulta paradójico que puedan haber sido los precursores de la primitiva bioquímica. Sin embargo, sólo son venenosos para las formas de vida aeróbicas; en realidad, para muchos anaerobios el sulfhídrico no solamente es inofensivo sino que también constituye un importante metabolito.

Más arriba quedó demostrado que el oxígeno debió encontrarse en estado libre para cuando aparecieron las primeras células eucariotas, probablemente hace unos 1400 o 1500 millones de años. Así pues, la proliferación de las cianofíceas que liberaban oxígeno debió producirse a principios del Precámbrico. No se sabe todavía cuándo. La mejor prueba de que se dispone procede del estudio de los minera-

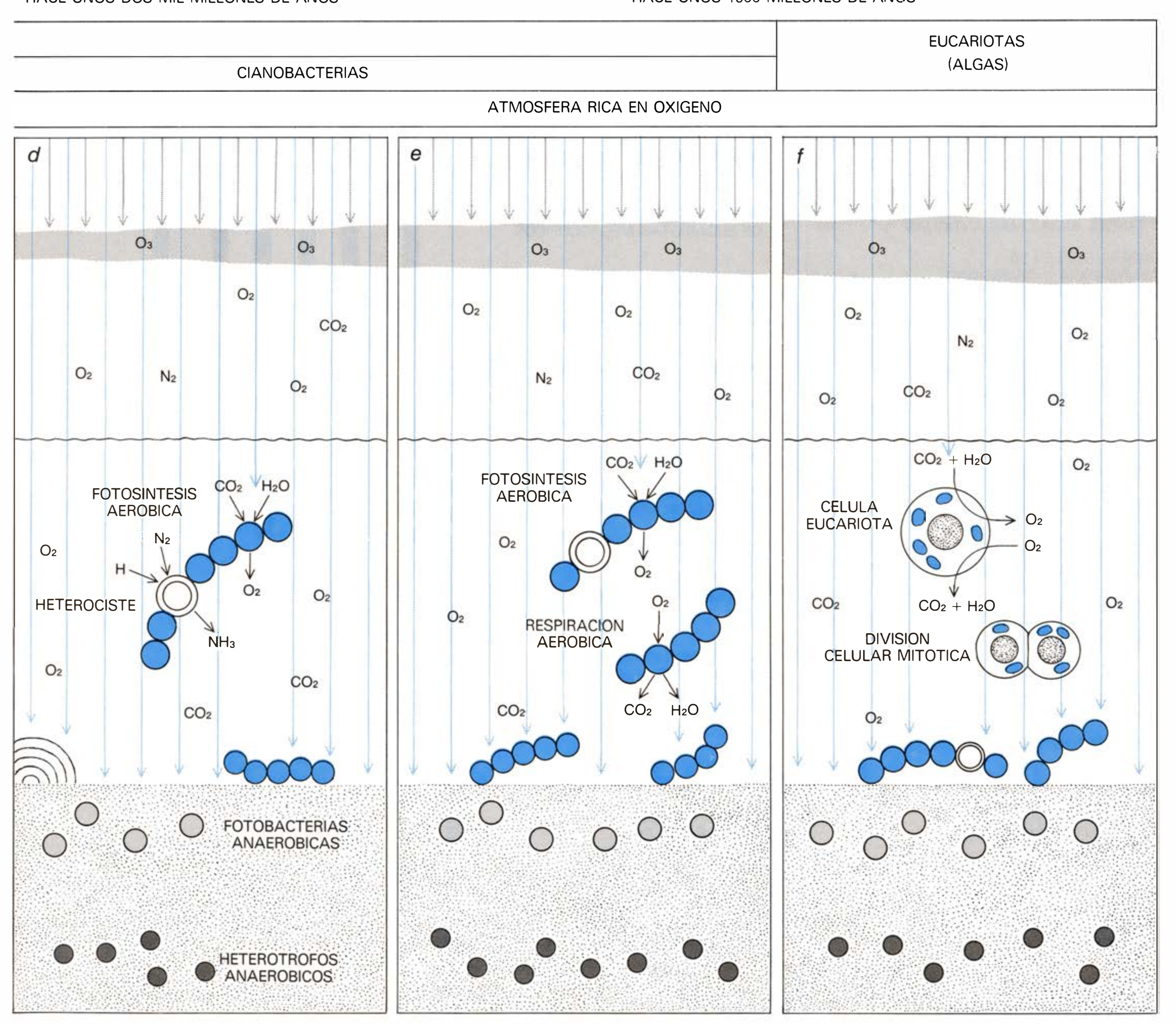


LOS ORGANISMOS Y EL AMBIENTE evolucionaron consecutiva y sucesivamente durante el Precámbrico. Se supone que las primeras células vivas (*a*) fueron pequeños anaerobios esferoidales. El oxígeno sólo estaba presente en cantidades traza. Sobrevivían fermentando moléculas orgánicas originadas de forma no biológica en el ambiente anóxico. Sin embargo, la importancia de estos alimentos ya presentes disminuyó cuando evolucionaron los primeros organismos fotosintéticos (*b*). Esta primitiva forma de fotosíntesis era totalmente anaeróbica. Otro de los primeros cambios evolutivos fue la fijación del nitrógeno, que se produjo, en parte, porque la luz ultravioleta que entonces podía penetrar libremente la atmósfera podría haber destruido rápidamente el amoníaco (NH_3) presente. Hace un poco más de unos dos mil millones de años (*c*) se inició la fotosíntesis aeróbica en los precursores de las cianobacterias modernas. El oxígeno era producido por estos microorganismos que formaron los estromatolitos, pero durante unos 100 millones de años apenas se acumuló cantidad del mismo en la atmósfera; en lugar de ello reaccionó con el hierro disuelto en los océanos, que después precipitaba para constituir masivas formaciones de hierro

les sedimentarios, algunos de los cuales pudieron haberse visto alterados por la concentración de oxígeno libre en el momento en que fueron depositados. En los últimos años, varios científicos han investigado esta posibilidad, principalmente Preston E. Cloud, Jr., de la Universidad de California en Santa Bárbara y del Servicio Geológico de los Estados Unidos.

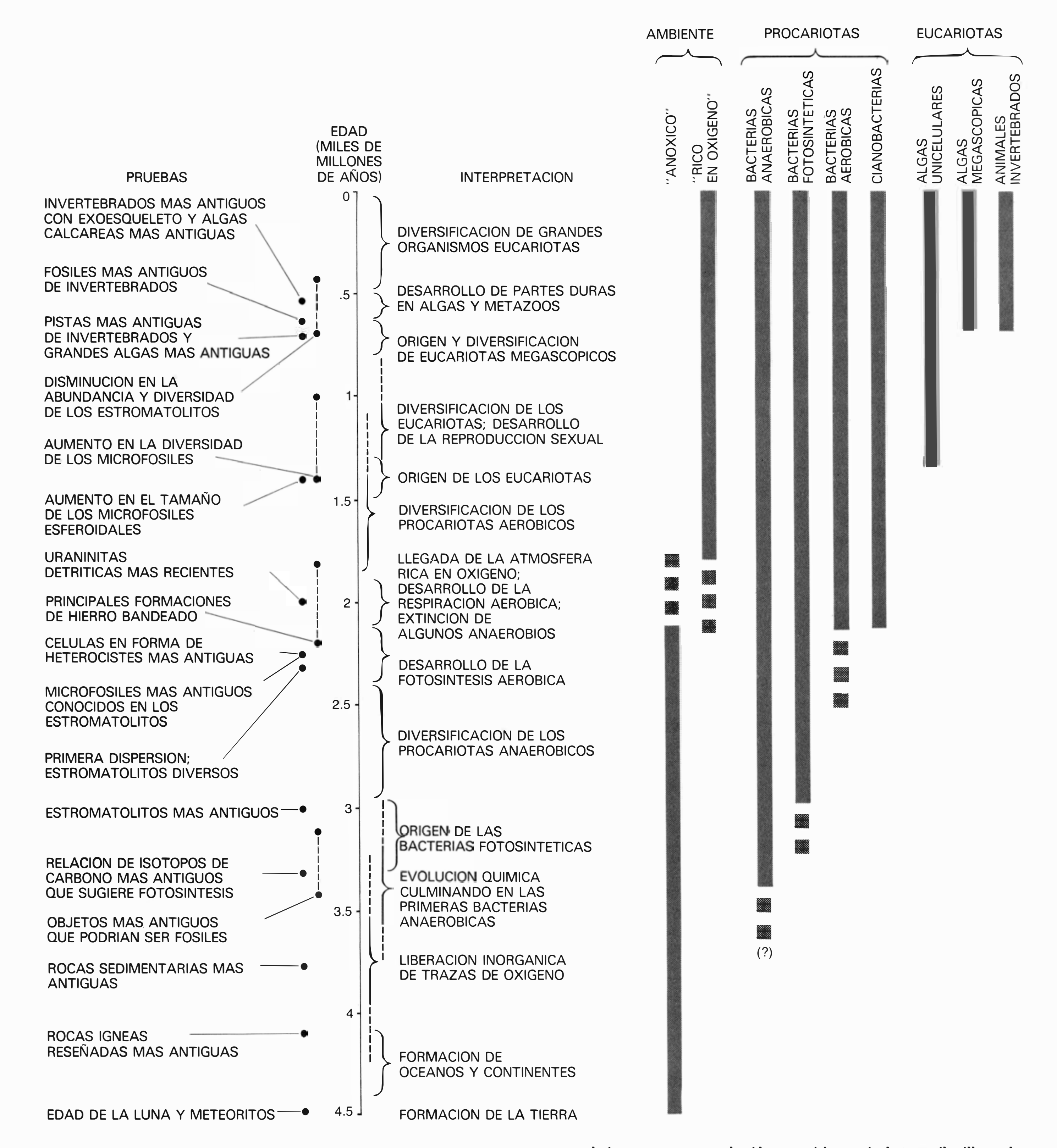
Un mineral que se aduce como prueba importante es la uraninita (UO_2); se descubrió en varios sedimentos que fueron depositados en niveles fluviales precámbricos. En presencia del oxígeno, los granos de uraninita se oxidan rápidamente (formando U_3O_8), con lo cual se disuelven. David E. Grandstaff, de la Universidad de Temple, ha demostrado que los sedimentos del mineral en niveles fluviales no se hubieran acumulado probablemente si la concentración del oxígeno atmosférico hubiese sido superior al 1 por ciento. Los depósitos que contienen uraninita de este tipo se encuentran en sedimentos de más de dos mil millones de años, pero no en estratos más jóvenes, lo que sugiere que la transición en la concentración de oxígeno pudo haber ocurrido más o menos por aquel entonces.

Otro tipo de depósito mineral, las formaciones ricas en hierro llamadas capas rojas ("red beds"), presenta el modelo temporal opuesto: las capas rojas se conocen en secuencias sedimentarias de edad inferior a los dos mil millones de años, pero no en otras más antiguas. Las capas rojas se componen de partículas recubiertas de óxidos de hierro (en su mayor



bandeado. Sólo cuando los océanos se vieron libres de hierro y de materiales similares (*d*), la concentración de oxígeno libre empezó a alcanzar los niveles actuales. Este cambio inducido biológicamente en el ambiente tuvo diversos efectos en el desarrollo biológico. Los organismos anaeróbicos se vieron forzados a volver a los hábitats anóxicos, dejando a las cianobacterias los mejores espacios para la fotosíntesis. De modo parecido, los organismos fijadores de nitrógeno tuvieron que adoptar una forma de vida anaeróbica, o bien desarrollar células heterocísticas protectoras. El oxígeno atmosférico creó también una capa de ozono (O_3) que filtraba la mayor parte de la radiación ultravioleta. Una vez establecida la atmósfera rica en oxígeno (*e*), las células evolucionaron en el sentido no solamente de poder tolerar el oxígeno sino también de poder emplearlo en la respiración. Resultó así un gran avance en la eficacia metabólica. Finalmente, hace unos 1450 millones de años aparecieron las primeras células eucariotas (*f*). Desde el principio se adaptaron a un ambiente aeróbico. Las nuevas formas de reproducción en los eucariotas, especialmente la avanzada reproducción sexual, desembocó en la rápida diversificación del grupo.

parte del mineral hematita, Fe_2O_3); se cree que muchos de ellos se formaron al estar expuestos al oxígeno de la atmósfera en lugar de estar bajo el agua. Existe la teoría de que el oxígeno pudo haberse producido biológicamente. Esta hipótesis es compatible con distintos tipos de pruebas, pero también han surgido objecciones. Por ejemplo, la mayoría de las capas rojas son depósitos continentales, no marinos, y, por consiguiente, sensibles a la erosión. Por tanto, cabe juzgar que las capas rojas se formaron hace más de dos mil millones de años, si no más tarde, aunque se destruyeron las primeras capas. Resulta asimismo viable que el oxígeno de las capas rojas tuviera un origen no biológico; podría haberse producido a partir de la descomposición del agua por radiación ultravioleta. Esto es lo que al parecer ha ocurrido en Marte, formándose una inmensa capa roja por la superficie del planeta, donde solamente hay trazas de oxígeno libre y no existen indicios de vida.



PRINCIPALES ACONTECIMIENTOS en la evolución del Precámbrico, presentados en una secuencia cronológica basada en pruebas del registro fósil, de la geología inorgánica y de los estudios comparativos del metabolismo y la bioquímica de los organismos modernos. Aunque las conclusiones son todavía especulativas, parece ser que la vida empezó hace más de tres mil millones de años (cuando la tierra tenía algo más de unos mil millones de años), que la transición hacia una atmósfera rica en oxígeno se produjo hace unos dos mil millones de años y que los eucariotas aparecieron hace unos 1500 millones.

Quizá la prueba mineral más intrigante para fechar la aparición del oxígeno venga de otro tipo de depósito rico en hierro: la formación de hierro bandeado. Estos depósitos encierran varias decenas de miles de millones de toneladas de hierro en forma de óxidos interestratificados en una matriz rica en sílice: constituyen las principales reservas económicas de hierro de la tierra. Una importante fracción de ellos se depositó en un período relativamente corto, de unos cientos de millones de años, empezando la formación de éstos en una fecha algo anterior a los dos mil millones de años.

Este notable episodio de sedimentación del hierro podría explicarse, mediante una transición en la concentración del oxígeno, a través de la hipotética secuencia de sucesos siguiente. En un primitivo océano anóxico, el hierro se hallaba en forma ferrosa (es decir, con una valencia de + 2), y en esta forma era soluble en el agua del mar. Con el desarrollo de la fotosíntesis aeróbica, pequeñas concentraciones de oxígeno empezaron a difundirse en las partes superiores del océano, donde reaccionaba con el hierro disuelto. El hierro pasaba entonces a la forma férrica (con una valencia de + 3), y como resultado se precipitaban óxidos de hierro hidratados y se acumulaban con la sílice para formar costras de óxidos en el fondo del océano. A medida que seguía el proceso, prácticamente precipitaba todo el hierro disuelto en las cuencas oceánicas: en escasos centenares de millones de años, los océanos de la tierra se enmohecieron.

Al igual que en el depósito de las capas rojas, también se podría proponer un origen inorgánico para el oxígeno de las formaciones de hierro bandeado; el oxígeno de algunas formaciones depositadas muy a comienzos del Precámbrico podría muy bien proceder de dicha fuente. Sin embargo, para las vastas formaciones de hierro de hace aproximadamente unos 2000 millones de años, los procesos inorgánicos tales como la descomposición fotoquímica del agua, no parecen ser los adecuados; probablemente no pudieron haber producido la cantidad necesaria de oxígeno con la rapidez necesaria para explicar el enorme volumen de minerales de hierro depositados más o menos por aquellos tiempos. De hecho sólo se conoce un mecanismo que habría podido liberar el oxígeno a la velocidad adecuada: la fotosíntesis aeróbica seguida de sedimentación y enterramiento de la materia orgánica allí producida. (El enterramiento es una condición necesaria, ya que la descomposición aeróbica de los restos orgánicos hubiera utilizado tanto oxígeno como el que se hubiera generado.)

En relación con esta hipótesis, cabe destacar que los estromatolitos fósiles empezaron a mostrarse abundantes en sedimentos depositados hace unos 2300 millones de años, poco antes del principal episodio de la deposición del mineral de hierro. Por tanto, resulta factible que la primera aparición extensa de estromatolitos pudiera marcar el origen y la primera diversificación de las cianobacterias productoras de oxígeno. Incluso en estas fechas tan remotas, las cianobacterias habrían podido liberar quizás oxígeno a un ritmo elevado, pero durante varios centenares de millones de años el hierro disuelto en los océanos habría actuado como amortiguador de la concentración de oxígeno en la atmósfera, reaccionando con el gas y precipitándolo en forma de óxidos férricos casi con la misma rapidez a la que se iba produciendo. Sólo cuando los océanos se hubieran visto libres de hierro no oxidado y materiales similares, la concentración de oxígeno en la atmósfera habría empezado a elevarse hacia los niveles actuales.

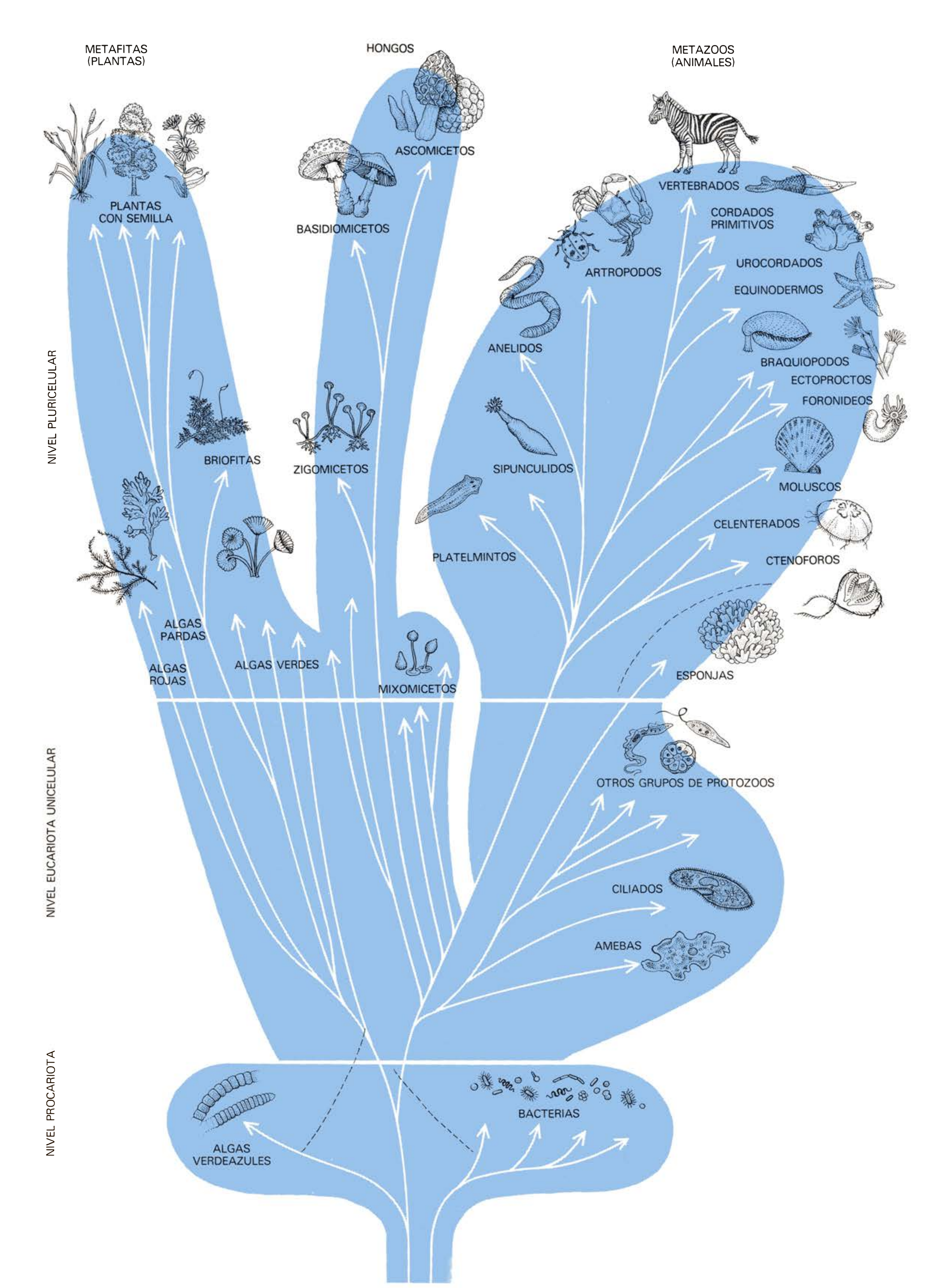
Aunque persisten todavía muchas dudas, las pruebas del registro fósil, de la bioquímica moderna y de la geología y mineralogía permiten avanzar un sugestivo bosquejo sobre la historia de la vida en el Precámbrico. Las formas de vida más primitivas con destacadas afinidades para con los organismos modernos fueron, a buen seguro, procariotas esferoidales, comparables quizás a las bacterias modernas de tipo clostridial. En un principio, por lo menos, es probable que obtuvieran su energía de la fermentación de materiales de naturaleza orgánica, pero cuyo origen no era biológico. Estos materiales, que se sintetizaron en la primitiva atmósfera anóxica, pertenecían a la clase de los que, durante la época de la evolución química, llevaron al desarrollo de las primeras células.

Al parecer, los primeros organismos fotosintéticos surgieron hace más de 3000 millones de años. Eran procariotas anaeróbicos, precursores de las modernas bacterias fotosintéticas. Es probable que la mayor parte viviera en comunidades en forma de mallas en aguas poco profundas; pudieron haber sido los responsables de la formación de los estromatolitos fósiles más antiguos que se conocen, antigüedad que se fecha en unos tres mil millones de años.

La aparición de la fotosintesis aeróbica a mediados del Precámbrico introdujo un cambio en el ambiente global, que iba a influir sobre toda la evolución subsiguiente. Quizás el aumento consiguiente de la concentración de oxígeno fuera la causa de la extinción de muchos organismos anaeróbicos y de que otros se vieran forzados a adoptar hábitats marginales, tales como las extensiones más inferiores de las comunidades bacterianas en forma de mallas. Los organismos fijadores del nitrógeno retrocedieron también a los hábitats anaeróbicos o bien desarrollaron células heterocísticas. Con poca competencia en estas regiones, y con una luz óptima, las cianobacterias pudieron dispersarse rápidamente y llegaron a dominar casi todos los hábitats accesibles. Con el desarrollo del ciclo del ácido cítrico y su mayor eficacia en la obtención de energía de los alimentos, se fortaleció el dominio de la comunidad biológica por parte de los organismos aeróbicos. Cuando finalizó el importante episodio de la deposición de las formaciones de hierro bandeado, hace unos 1800 millones de años, la tendencia alcista en la concentración del oxígeno se hizo irreversible.

Cuando aparecieron las células eucariotas, lo que ocurrió unos 1500-1400 millones de años atrás, hacía ya tiempo que predominaba una atmósfera rica en oxígeno. Las estrategias adaptativas que necesitaron los primitivos organismos para hacer frente a las fluctuaciones del nivel de oxígeno no fueron necesarias para los eucariotas, los cuales fueron totalmente aeróbicos desde un principio. La diversidad de los tipos de células eucariotas que existían hace aproximadamente unos mil millones de años da a entender que, por aquel entonces, habría evolucionado alguna forma de reproducción sexual. Durante los 400 millones de años siguientes, la rápida diversificación de los organismos eucariotas condujo a la aparición de formas de vida pluricelulares, algunas de las cuales se pueden reconocer como antepasados de plantas y animales modernos.

Tanto en la forma como en el tiempo, la evolución del Precámbrico fue claramente diferente de la era posterior, el Fanerozoico. El Precámbrico constituyó una era en la que dominaron los organismos microscópicos y procariotas; hasta las postrimerías de dicha era, la rapidez de los cambios evolutivos se vio limitada por la ausencia de una reproducción sexual avanzada. Fue un tiempo en el que, por encima de los cambios morfológicos, los principales puntos de referencia en la historia de la vida resultaron de las innovaciones bioquímicas y metábolicas, y lo que es más, en el Precámbrico, la influencia de la vida sobre el ambiente fue, por lo menos, tan importante como la influencia del ambiente sobre la vida. De hecho, el metabolismo de todas las plantas y animales que evolucionaron posteriormente fue posible gracias a las actividades fotosintéticas de las primitivas cianobacterias, hace aproximadamente unos dos mil millones de años.


METAFITAS
(PLANTAS)
HONGOS
METAZOOS
(ANIMALES)
NIVEL PLURICELULAR
NIVEL EUCARIOTA UNICELULAR
NIVEL PROCARIOTA
PLANTAS
CON SEMILLA
BRIOFITAS
ALGAS
PARDAS
ALGAS
ROJAS
ALGAS VERDES
ASCOMICETOS
BASIDIOMICETOS
ZIGOMICETOS
MIXOMICETOS
VERTEBRADOS
CORDADOS
PRIMITIVOS
UROCORDADOS
EQUINODERMOS
ARTROPODOS
ANELIDOS
BRAQUIOPODOS
ECTOPROCTOS
FORONIDEOS
SIPUNCULIDOS
MOLUSCOS
PLATELMINTOS
CELENTERADOS
CTENOFOROS
ESPONJAS
OTROS GRUPOS DE PROTOZOOS
CILIADOS
AMEBAS
BACTERIAS
ALGAS
VERDEAZULES

La evolución de las plantas y los animales pluricelulares

Los organismos pluricelulares llevan de existencia tan sólo la quinta parte de la historia de la vida en la tierra. Según parece, surgieron, más de una vez, a partir de organismos unicelulares

James W. Valentine

Las plantas y los animales que se ven sobre la tierra, en el aire o en el agua son todos ellos pluricelulares, es decir, están constituidos por millones y, en algunos casos, miles de millones de células. Hasta el más sencillo de los organismos pluricelulares consta de varios tipos diferentes de células, en tanto que los más complejos poseen la elevada cifra de 200 tipos celulares distintos. Todas las plantas y los animales pluricelulares evolucionaron a partir de eucariotas unicelulares del tipo descrito por J. William Schopf en el artículo anterior. G. Ledyard Stebbins, de la Universidad de California en Davis, calcula que los organismos pluricelulares se desarrollaron, independientemente y en 17 ocasiones por lo menos, a partir de antecesores unicelulares. En dos millones, como mínimo, se cifra la cantidad de especies existentes hoy, sin contar otras muchas que surgieron y desaparecieron a lo largo de la historia.

Es evidente que el estado de pluricelularidad resulta ventajoso y tiene éxito. Las principales ventajas de la pluricelularidad provienen de la repetición de la maquinaria celular que conlleva. De esta característica arranca la capacidad para vivir más tiempo (al poder reemplazarse las células individuales), producir una mayor descendencia (ya que muchas células pueden dedicarse a la reproducción), alcanzar un tamaño mayor y en consecuencia disponer de una estabilidad fisiológica interna más importante, y construir cuerpos de amplio espectro arquitectónico. Además, las células pueden llegar a diferenciarse (especializándose en una función particular, como es el caso de las células musculares y las neuronas), lo que redunda en un aumento de la eficacia funcional. Las ventajas particulares que constituyeron la clave de la evolución de la pluricelularidad variaron probablemente de un caso a otro.

Los reinos son las categorías más generales empleadas en la clasificación de los organismos. Los pluricelulares se encuadran en uno de los tres reinos de acuerdo con sus formas de vida esenciales, en particular de acuerdo con su manera de obtener energía. Los vegetales, que son autótrofos (es decir, que requieren sólo compuestos inorgánicos como nutrientes), utilizan la energía solar para crear materia viva a través de la fotosíntesis. Constituyen el reino de los Metafitos. Los hongos (las setas, por ejemplo, que se parecen a los vegetales si bien necesitan ingerir materia orgánica) constituyen el reino de los Hongos. Por último, los animales, que se alimentan asimismo de materia orgánica, forman el reino de los Metazoos. Cada reino abarca más de un linaje que evolucionó independientemente a partir del reino de los Protistos, formado éste por organismos unicelulares eucariotas.

Gran parte de lo que se sabe sobre la evolución de los organismos pluricelulares procede del registro fósil. De ahí que la evolución de los Hongos, pobremente representados en aquél, siga siendo obscura. En cambio, los otros reinos tienen una rica historia fósil.

Las pautas de adaptación que podemos observar hoy demuestran ampliamente la eficacia de la evolución al conformar los organismos de suerte que se acomodaran a su medio ambiente. Cada ambiente contiene animales especialmente dotados para explotar las condiciones del mismo; cada tipo de organismo se ha desarrollado, por selección, para llevar a cabo su función en la biosfera. Cuando un ambiente cambia, la selección natural opera modificando las adaptaciones; a veces se desarrollan nuevas funciones ambientales. La historia de la vida refleja la interacción con el ambiente por un lado y el potencial evolutivo de los organismos por otro. Consecuentemente, interesa examinar, de modo sumario, las principales causas de los cambios ambientales más importantes desde el punto de vista biológico.

Entre ellos resultan destacables los procesos relativos a la tectónica de placas. Los continentes, que cabalgan sobre las enormes placas de la litosfera (capa externa de la región sólida del planeta) y se mueven a una velocidad de centímetros por año, se fracturan o colisionan y pueden soldarse subsiguientemente a una colisión. Así pues, un continente puede fragmentarse o crecer, el número de ellos puede aumentar o menguar y la estructura geográfica de un continente puede cambiar radicalmente. Las cuencas oceánicas, asímismo, varían en su tamaño, número, posición y estructura. Las consecuencias que ello comporta en los seres vivos pueden ser hondas.

Consideremos sólo una de los posibles acontecimientos que resultan de la tectónica de placas: la colisión de dos continentes, tiempo atrás alejadísimos entre sí, para constituir un único continente mayor. Los cambios subsidiarios que se producen en el entorno biológico son de largo alcance. La modificación más evidente es la desaparición de las barreras que se opo-

DISTRIBUCION DE LOS ORGANISMOS SEGUN LOS REINOS a que pertenecen. La ilustración reproduce una idea original de Robert H. Whittaker, de la Cornell University. Los Monera, seres unicelulares relativamente simples, procariotas (sin núcleo), dieron origen a organismos unicelulares más complejos, los Prótistos, a partir de los cuales surgieron los tres reinos pluricelulares. Los organismos pluricelulares se encuadran dentro del reino de los Metafitos, el reino de los Hongos y el reino de los Metazoos, de acuerdo, sobre todo, con los procesos mediante los cuales obtienen su propia energía (autótrofos o heterótrofos).

nian a la migración; las biotas de ambos continentes competirán ahora por la existencia en el único continente. Para muchos animales terrestres, el interior del continente se hallará entonces más lejos del mar; disminuirán los efectos moderadores de la brisa y temperatura marinas. Las montañas surgidas a lo largo de la sutura transformarán todavía más el paisaje, dando lugar a zonas libres de lluvia y quizá desiertos, si ocurre el caso que interrumpen las corrientes más importantes de vientos húmedos.

Pueden aparecer así condiciones ambientales enteramente nuevas. Crean oportunidades para nuevos modos de vida, al igual que la diversificación general de condiciones subsiguientes a la colisión. Las biotas de los dos antiguos continentes están sometidas a la competencia y a unas condiciones ambientales para las que no estaban adaptados, al tiempo que se les ofrecen nuevas oportunidades. Es de esperar que la evolución produzca un cambio considerable en la fauna y en la flora. Los organismos marinos de los arrecifes continentales poco profundos, en donde habita actualmente el 90 por ciento de las especies marinas, se habrán de ver también afectados. Para no pocos de ellos, el aumento de la superficie continental llevará a un descenso de la estabilidad ambiental, lo que exigirá nuevas estrategias adaptativas. En general, habrá que esperar que puedan subsistir menos especies marinas en un continente extenso que en dos más pequeños y separados.

La estructura y la calidad de un ambiente cambian según los océanos sean angostos o anchos, según la deriva continental sea hacia zonas más frías o más cálidas y según las corrientes eólicas y las oceánicas se canalicen hacia nuevas direcciones. El ritmo de cambio suele ser muy lento a causa de la baja tasa de dilatación del fondo marino, fenómeno que produce la deriva de los continentes y la apertura de los océanos. En determinados momentos pueden esperarse cambios más rápidos y espectaculares, verbigracia, cuando los continentes colisionan por último, tras millones de años de mutuo acercamiento, o cuando finalmente se desvía de su curso a una corriente oceánica.

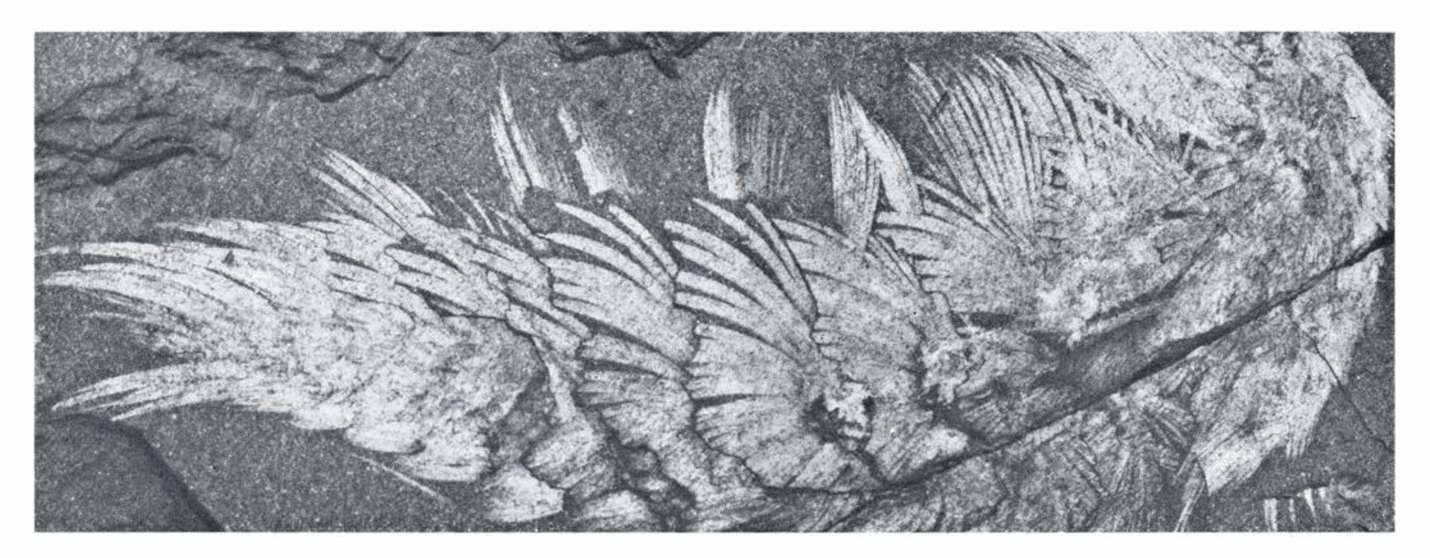
De la misma manera que los cambios en el ambiente pueden afectar a los organismos, así la acción de los organismos puede incidir en el entorno hasta el punto de crear nuevas condiciones. Un ejemplo claro lo tenemos en el aumento de la concentración de oxígeno libre en la atmósfera, que se debe principalmente a la fotosíntesis. Los organismos primitivos no podrían haber existido en presencia de oxígeno libre, en tanto que los contemporáneos no pueden vivir sin él. Otro punto a tener en cuenta es que unos organismos comparten el medio con otros, e interactúan de numerosas formas: como depredadores, competidores, huéspedes y hábitats. A medida que las poblaciones de organismos aumentan, decrecen o cambian, el medio ambiente se modifica también.

En el curso de la diversificación de los reinos pluricelulares, a lo largo de los últimos 700 millones de años, han ido apareciendo nuevos grandes tipos de organismos y se fueron experimentando no pocas revoluciones en los grupos establecidos. En muchas ocasiones podemos identificar la clase de oportunidad ambiental presentada (o en el caso de extinciones, la desaparición de un ambiente) a la que responde la biota. Se conoce mejor la historia de los animales. Surgieron, por lo menos, en dos ocasiones: las esponjas a partir de un antecesor prótisto y el resto de los metazoos a partir de otro. Las categorías superiores en que se encuadran todos los animales se denominan *phyla*; por lo menos 35 phyla han evolucionado a lo largo de los siglos, 26 de los cuales permanecen y los nueve restantes se han extinguido.

Los registros fósiles que nos revelan algo sobre las circunstancias en que vivieron los primeros miembros de los phyla varían en punto a calidad según sea el tipo de fósil. Ciertos fósiles traza son los que

HACE MILLONES DE AÑOS	ERA	PERIODO	EPOCA	ACONTECIMIENTOS
0	CENOZOICO	CUATERNARIO	PLEISTOCENO	EVOLUCION DEL HOMBRE
50		TERCIARIO	PLIOCENO MIOCENO OLIGOCENO EOCENO PALEOCENO	RADIACION DE LOS MAMIFEROS
100	MESOZOICO	CRETACICO		ULTIMOS DINOSAURIOS PRIMEROS PRIMATES PRIMERAS PLANTAS CON FLORES
150		JURASICO		DINOSAURIOS PRIMERAS AVES
200		TRIASICO		PRIMEROS MAMIFEROS TERAPSIDOS DOMINANTES
250	PALEOZOICO	PERMICO		EXTINCION MARINA IMPORTANTE PELICOSAURIOS DOMINANTES
300		CARBONIFERO	PENSILVANIENSE	PRIMEROS REPTILES
			MISISIPIENSE	CORDAITALES, PTERIDOSPERMAS
350		DEVONICO		PRIMEROS ANFIBIOS DIVERSIFICACION DE LOS PECES CON MANDIBULAS
400		SILURICO		PRIMERAS PLANTAS VASCULARES TERRESTRES
450		ORDOVICIENSE		GRAN DIVERSIFICACION DE LAS FAMILIAS DE METAZOOS
500 550		CAMBRICO		PRIMEROS PECES PRIMEROS CORDADOS
600 650 700	PRECAMBRICO	EDIACARIENSE		PRIMEROS ELEMENTOS ESQUELETICOS PRIMEROS METAZOOS DE CUERPO BLANDO PRIMERAS TRAZAS DE ANIMALES (CELOMADOS)

ACONTECIMIENTOS MAS DESTACADOS en la evolución de los organismos pluricelulares durante los últimos 700 millones de años, escalonados cronológicamente. Los datos se basan en el registro fósil.



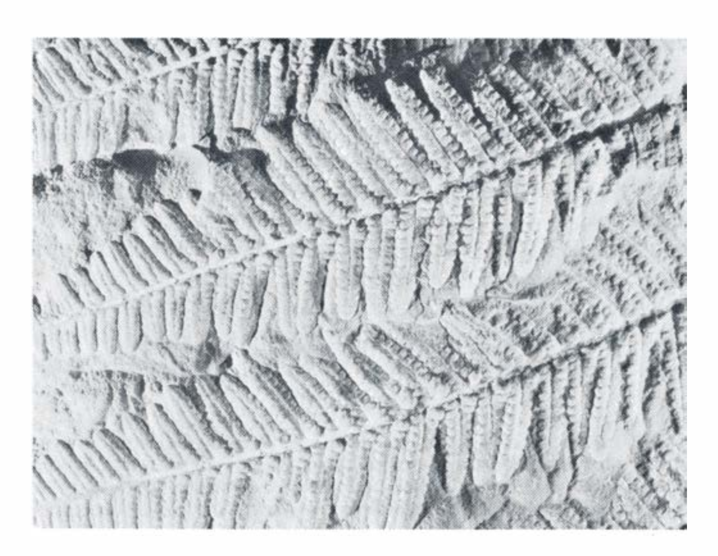
ANIMAL DE CUERPO BLANDO, perteneciente al Cámbrico medio, que quedó registrado en un esquisto de Burgess, en la Columbia británica. El individuo era un poliqueto provisto de un cierto número de quetas, o cerdas, que se distinguen clarísimamente. La fotografía del fósil, aumentado cinco veces, se hizo con luz ultravioleta por S. Conway Morris, de la Universidad de Cambridge. La fuente de luz se colocó formando un ángulo con el ejemplar.

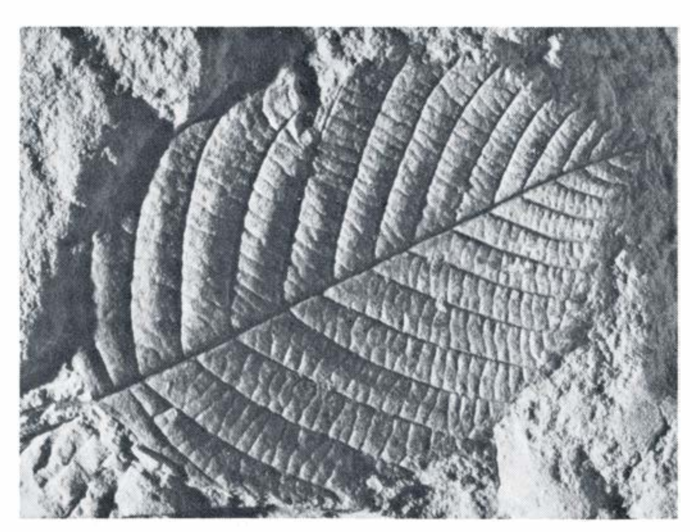
más fácilmente se han conservado, en particular las excavaciones y las huellas impresas en los sedimentos por la actividad de los organismos. Vienen luego los restos duros del esqueleto, como conchas marinas y huesos de vertebrados. Por último, los fósiles de animales de textura corporal completamente blanda se encuentran en raras ocasiones, normalmente en impresiones o películas de antiguos sedimentos oceánicos.

Los fósiles animales más antiguos son restos de excavaciones que empiezan a aparecer en rocas de edad inferior a los 700 millones de años, a finales del Precámbrico. Tanto las excavaciones largas y horizontales como las cortas y verticales pueden compararse, en su tamaño, a las abiertas por muchos organismos marinos actuales. La capacidad de excavación implica que los animales habían desarrollado esqueletos hidrostáticos, es decir, espacios corporales llenos de fluido de acción antimuscular de suerte que el organismo pudiera hendir en el lecho marino. Aunque algunos animales simples, como las anémonas de mar, hacen servir su tubo digestivo, lleno de agua, de esqueleto hidrostático y así excavar débilmente, las largas galerías horizontales sugieren la presencia de un animal más activo, probablemente un animal dotado de celoma, que es la verdadera cavidad corporal. Se trata de un estado de organización realmente avanzado, que se da casi en la base del registro fósil de las formas pluricelulares. Los fósiles traza escasean hasta los alrededores de hace 570 millones de años, época en que cobran un notable incremento en número y en tipos.

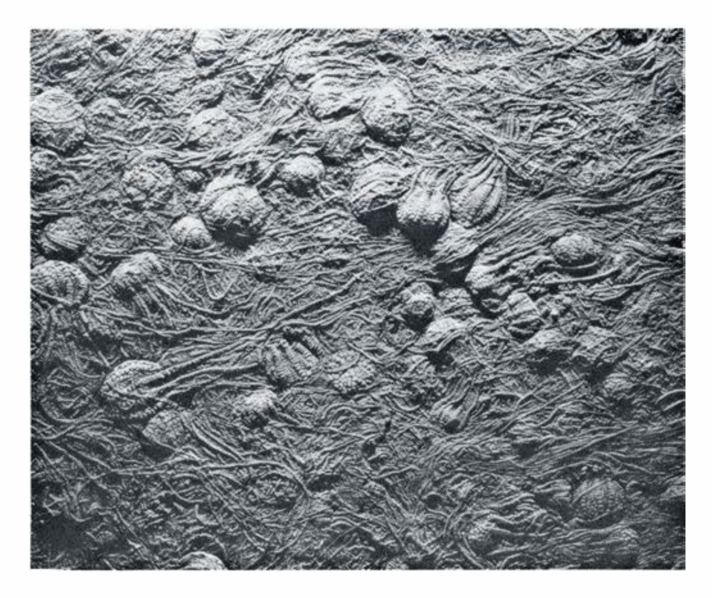
Paradójicamente, los siguientes animales fósiles son restos de cuerpos blandos que datan de hace entre 680 y 580 millones de años, aproximadamente; recibe el nombre de fauna ediacaranense en homenaje a la región australiana meridional de la misma denominación, por ser allí donde mejor representada está. Los phyla que pueden identificarse sin ambages con los phyla moderna son las medusas y afines, las cuales se hallan en una fase de construcción simple. Los demás fósiles resultan más enigmáticos; unos cuantos pueden relacionarse con phyla existentes en la actualidad (hay quienes se parecen a los anélidos), pero no así otros. Probablemente, algunos habrían sido celomados.

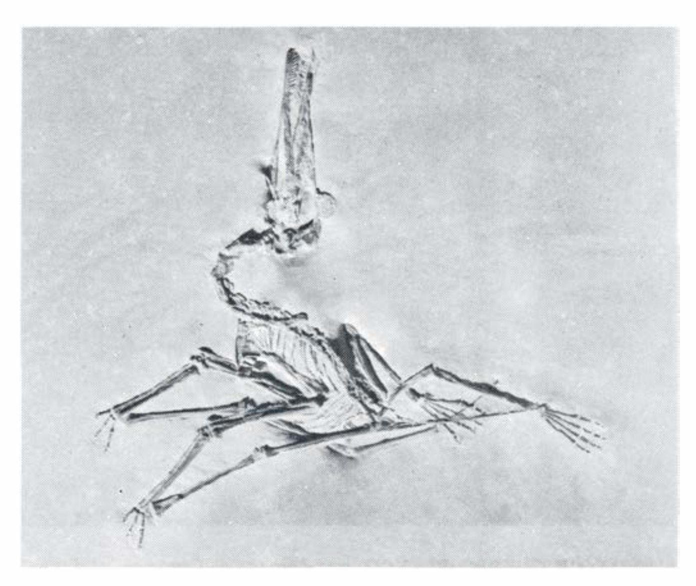
Por último, aparecen restos esqueléticos duros en registros fósiles de rocas cuya antigüedad se fecha en unos 580 millones de años. Los más primitivos son fragmentos diminutos, dentículos y placas de conexión desconocida que pertenecieron a animales mayores. Luego, a partir de los alrededores de hace 570 millones de años,





DOS FOSILES VEGETALES: un helecho arborescente del Jurásico *(izquierda)* **y una hoja de abedul del Mioceno** *(derecha).* **Los helechos, plantas continentales muy primitivas, codominaron la flora terrestre del Devónico. La hoja de abedul representa un grupo más avanzado, el de las plantas vasculares.**





ANIMALES PROVISTOS DE ESQUELETO, representados en el registro fósil. A la izquierda, un lecho de crinoideos procedente del Cretácico superior; a la derecha, un pterodáctilo del Jurásico tardío. Los crinoideos fueron equinodermos marinos, un grupo que hoy persiste a través de las estrellas y los erizos de mar, entre otros. Los pterodáctilos fueron reptiles voladores que poseían un ala membranosa, cubierta de plumas. Este ejemplar se halló en Alemania.

y prosiguiendo unos 50 millones de años más acá, aparecieron casi todos los phyla de celomados que poseen un esqueleto duro en lo que, en terminología evolutiva, se llama una sucesión rápida. Constituyen excepción el phylum de los Cordados (que, no obstante, aparecen como fósiles de cuerpo blando) y el phylum de los Briozoos, los cuales se presentarían hace menos de 500 millones de años. Según parece, estos invertebrados de esqueleto duro tuvieron una cosa en común: todos ellos vivieron en un principio sobre el fondo marino, sin excavarlo; aunque un grupo (el de los extintos Trilobites) cavó, con probabilidad, zonas extensas del fondo marino en busca de alimento, dejando hoyos de poca hondura o quizá galerías.

En la Columbia británica, y en una unidad rocosa llamada Burgess Shale (esquisto de Burgess), se descubrió un conjunto fósil, de gran valor, perteneciente al Cámbrico medio, aproximadamente. Una parte notable de la fauna de ese esquisto es de cuerpo blando; quedó atrapada por lodos rápidamente depositados y se conservó como películas minerales a través de un proceso que todavía no ha podido determinarse. Encierra un muestrario de esqueletos, más o menos completos, de invertebrados asociados con phyla de cuerpo blando, como los Anélidos (grupo en el que se encuadran las lombrices de tierra actuales), los Priapúlidos (posiblemente, gusanos provistos de un falso celoma) y los Cordados. El esquisto de Burgess contiene también varios animales que representan phyla que no se conocían antes. Sólo uno de ellos podría ser el antepasado de un phylum actual; los demás constituyen líneas enteramente distintas que surgieron a partir de antecesores de las postrimerías del Precámbrico y se extinguieron.

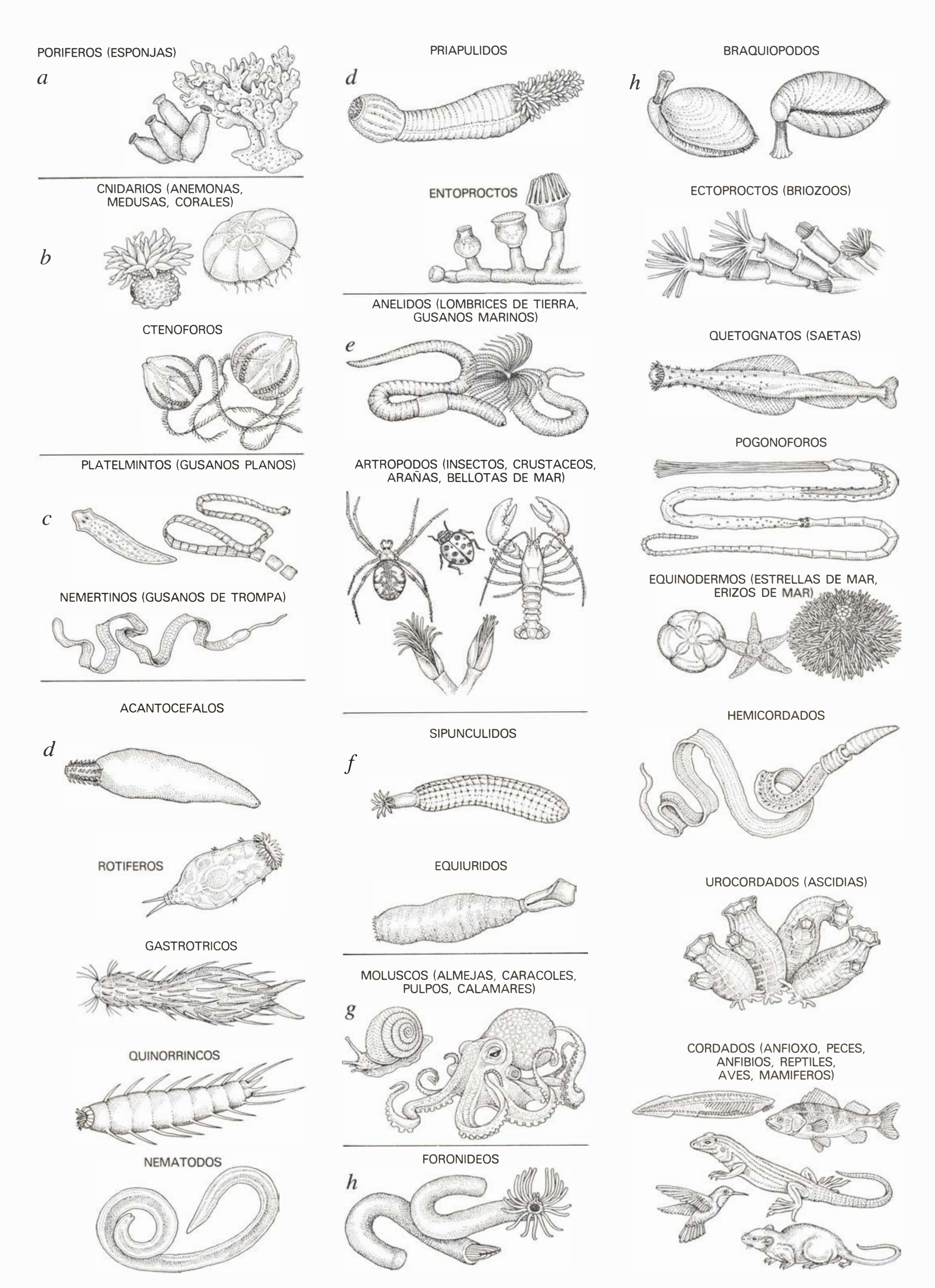
A partir de éstos y de la abundancia de pruebas acumuladas procedentes de los estudios de la embriología y morfología comparada de los representantes vivos de estos grupos fósiles, podemos construir un árbol de la aparición de los principales grupos animales. Los animales de los que existen indicios son los primeros, los metazoos originantes de los demás, aunque la especulación ha sido pródiga en torno a cómo pudieron estar constituidos.

Puesto que la evolución de nuevos organismos implica la adaptación a unas condiciones nuevas, o no explotadas con anterioridad, podemos imaginar las presiones adaptativas que las primeras formas pluricelulares debieron soportar, y, a partir de ahí, deducir la plausible variedad de animales que podrían irradiarse del tronco original para ocupar las formas de vida disponibles. Los animales bentónicos pueden alimentarse de las sustancias depositadas o en suspensión. Los animales que se nutren del material en suspensión deben elevar al máximo el volumen de agua que pueden tragar. Las formas corporales abombadas, que sobresalen del agua y crean turbulencias en las corrientes de su alrededor, podrían aumentar el volumen de agua que baña al animal y resultar así ventajosas. En aguas tranquilas, unas formaciones tubulares más altas y otras prolongaciones del cuerpo, quizá filamentiformes o en tentáculos, podrían aumentar el potencial alimentario. Los animales que extrajeran su alimento de material depositado desarrollarían formas aplastadas que les permitiera tener la mayor superficie de contacto posible con el fondo.

Un rasgo precoz de estos animales sería la diferenciación funcional de las células. Por ejemplo, en los individuos que se nutrieran de material depositado, las células más próximas al fondo ingerirían el alimento y podrían así especializarse en la digestión de una manera mucho más fácil, convirtiéndose quizás en internas para aumentar su número y estabilizar los procesos digestivos. Las células de recubrimiento pasarían a ser de soporte y protección. Las células marginales se especializarían en la locomoción. Las células provistas de un buen aporte nutricio que rodean la zona digestiva, podrían dedicarse a la reproducción.

Las pautas de diferenciación podrían variar en organismos dotados de una conformación diferente. En los que se nutren de material en suspensión, en aguas tranquilas, las células digestivas podrían ocupar una posición superior. Los animales flotantes tendrían otras formas, radiales quizás o globulosas. Cualquiera de estos sencillos tipos animales podría haberse ha-

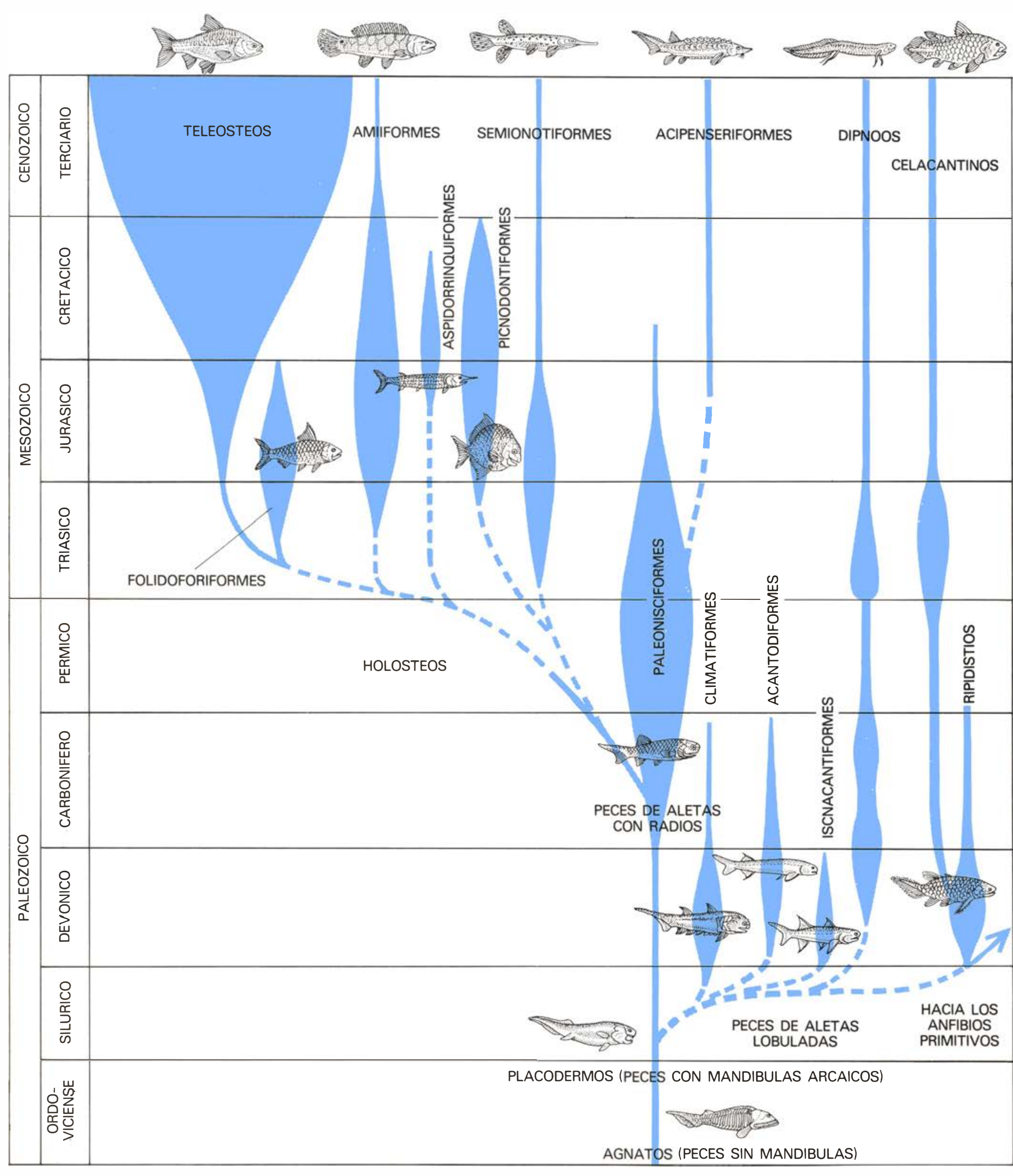
PHYLA ANIMALES VIVIENTES, agrupados en la página opuesta de acuerdo con su arquitectura corporal, con un representante de cada phylum descrito. Estos grupos son: (*a*) formas pluricelulares simples en los que una sola capa rodea, a modo de tejido, una cavidad central; (*b*) formas con dos hojas a modo de tejido, una de las cuales rodea un tubo digestivo bien definido; (*c*) organismos vermiformes con tres capas u hojas a modo de tejido; la de en medio constituye el centro del cuerpo que rodea el tubo digestivo; (*d*) formas pequeñas, normalmente parásitos, provistas de tres hojas y una cavidad corporal primitiva; y (*e-h*) cuatro grupos con "verdaderas" cavidades corporales que se encuentran aisladas del medio exterior; la forma de la cavidad difiere, de alguna manera, de un grupo a otro. Hay 26 phyla vivientes y otros nueve, extinguidos.



PORIFEROS (ESPONJAS)
a
CNIDARIOS (ANEMONAS, MEDUSAS, CORALES)
b
CTENOFOROS
PLATELMINTOS (GUSANOS PLANOS)
c
NEMERTINOS (GUSANOS DE TROMPA)
ACANTOCEFALOS
d
ROTIFEROS
GASTROTRICOS
QUINORRINCOS
NEMATODOS
PRIAPULIDOS
d
ENTOPROCTOS
ANELIDOS (LOMBRICES DE TIERRA, GUSANOS MARINOS)
e
ARTROPODOS (INSECTOS, CRUSTACEOS, ARAÑAS, BELLOTAS DE MAR)
SIPUNCULIDOS
f
EQUIURIDOS
MOLUSCOS (ALMEJAS, CARACOLES, PULPOS, CALAMARES)
g
FORONIDEOS
h
BRAQUIOPODOS
h
ECTOPROCTOS (BRIOZOOS)
QUETOGNATOS (SAETAS)
POGONOFOROS
EQUINODERMOS (ESTRELLAS DE MAR, ERIZOS DE MAR)
HEMICORDADOS
UROCORDADOS (ASCIDIAS)
CORDADOS (ANFIOXO, PECES, ANFIBIOS, REPTILES, AVES, MAMIFEROS)

llado en la base de los phyla restantes. Dichos animales tienen un grado de organización semejante al de las esponjas, si bien ninguno ha llegado a sobrevivir hasta hoy. (El modo peculiar de desarrollo de las esponjas induce a pensar en un posible origen a partir de organismos unicelulares, e independientemente de todos los demás phyla animales.)

Se hace imposible calcular en qué momento, desde la cota máxima de los 700 millones de años, evolucionaron las primeras especies animales. Igual pudo suceder hace cincuenta que quinientos millones de años. En cualquier caso, las tendencias evolutivas de diferenciación en órganos y tejidos condujeron a invertebrados de cierta complejidad, la mayoría de los cuales surgieron como excavadores de fondos marinos. Del estudio del plan de organización corporal de los phyla vivien-



EVOLUCION DE LOS PECES, que empezó en el Cámbrico con la aparición de especies no mandibuladas (los agnatos); estos últimos evolucionaron a partir de un organismo marino pluricelular más simple. En el Devónico surgieron las mandíbulas a partir de un par de orificios branquiales; las aletas se hicieron pares. Una línea importante de peces, los provistos de aletas con radios, constituyeron el ancestro de la mayoría de las especies de peces existentes hoy. La otra línea importante, constituida por peces de aletas lobuladas, no tuvieron tanto éxito, pero andando el tiempo darían lugar a los primeros anfibios, antecesores de los vertebrados tetrápodos. La capacidad de los anfibios de adentrarse en tierra firme se debió, en gran parte, a la evolución que allí ocurría en las plantas pluricelulares que les suministraban el alimento; darían lugar, más tarde, a animales que vivirían enteramente en tierra firme (otros cordados.)

tes que aparecieron por vez primera en el Cámbrico, podemos inferir qué tipos de organización corporal hubo entre los animales del Precámbrico tardío. Así, por ejemplo, dos de los más importantes tipos de celomados del Cámbrico fueron formas metámeras y oligómeras.

En el tipo metámero, el celoma está dividido por septos transversales, dando lugar a un gran número de compartimientos, como ocurre con las lombrices de tierra. La actividad muscular asociada a la excavación interesa sólo a los segmentos inmediatos al centro de contracción, y así aumenta la eficacia del esfuerzo excavador. Por su parte, el tipo oligómero posee sólo tres compartimientos celómicos (a veces únicamente dos), que se hallan separados por septos transversos. Cada región celómica opera sus funciones de modo diferente. En un plan de organización corporal particulamente primitivo, que está representado por los gusanos foronoideos actuales, las regiones corresponden a un tronco largo, en las que el celoma se emplea en el esfuerzo excavador, y a una corona tentacular que tiene misión alimentaria.

Según parece, entre el desarrollo del celoma (que debió ocurrir quizás en más de una ocasión), hace alrededor de 700 millones de años, y la aparición de animales con esqueleto duro, hace unos 570 millones de años, los gusanos celomados se diversificaron considerablemente dentro de sus zonas de adaptación. La mayoría de estos grupos vivían en túneles abiertos en los sedimentos blandos del primitivo suelo marino. Posteriormente, hace unos 570 millones de años, surgió una rica fauna dotada de esqueleto duro. Los animales vivían ya sobre el fondo marino, donde las condiciones diferían notablemente de las reinantes en su interior. La mayoría de los grupos se modificaron para adaptarse a ese nuevo medio. Las especies que descendían de animales oligómeros que se nutrían de material en suspensión tendieron a desarrollar un esqueleto protector y sustentador de su aparato alimentario. Ciertos excavadores más móviles, los gusanos metámeros, por ejemplo, desarrollaron un exoesqueleto en el que se trababan apéndices articulados, cuya función semejaba un sistema de palancas. Se consideran descendientes actuales suyos los insectos y los crustáceos (phylum Arthropoda).

En estos y en otros casos, la evolución de un esqueleto duro estuvo asociada con un número elevado de cambios coadaptativos en la anatomía de las partes blandas. Así, se redujo el celoma de los artrópodos, pues el exoesqueleto asumió la locomoción y las patas sustituyeron a la acción ondulatoria peristáltica en la realización del movimiento. Al no hacer falta ya los septos entre segmentos, desaparecieron. La arquitectura metamérica original puede contemplarse todavía en una serie regular de órganos internos pares, heredados de un antepasado segmentado.

Todas las pruebas apuntan hacia una notable diversificación de especies a nivel de phylum en los comienzos de la era paleozoica. Aparecieron entonces phyla que existen todavía, junto con phyla de cuerpo blando, extintos, representados en el esquisto de Burgess. Algunos de los primeros tipos dotados de esqueleto, hoy extinguidos, pudieron haber sido phyla diferentes. Uno de ellos recuerda a las esponjas, y otro pudo haber estado relacionado con los moluscos. Por lo menos una tercera parte de los phyla que hoy viven había en el Paleozoico fósil conocido, y tuvo que haber más.

No se ha podido interpretar el contexto ambiental de esta radiación. Se ha avanzado la hipótesis de que el oxígeno pudo haber alcanzado, finalmente, un nivel suficiente para permitir el desenvolvimiento de animales activos, favoreciendo una explosión evolutiva. Otra hipótesis sostiene que el medio ambiente se hizo más estable.

Entre las muchas líneas que desembocaron en nuevas formas de vida a un tiempo, hubo una que desarrolló una especialización natatoria, separándose notablemente de otros grupos animales. Fue un animal oligómero; que se alimentaba de material en suspención, y que desarrolló una cuerda dorsal rígida y flexible junto con unos característicos paquetes musculares en zigzag que facilitaban la flexión de la cuerda, de un lado a otro, durante la natación. Con el tiempo, los animales desarrollaron partes duras: un armazón externo de placas protectoras y un esqueleto axial de vértebras articuladas con flancos laterales prolongados para sostener las paredes del cuerpo. Se trataba de los peces más primitivos. Carecían de mandíbulas y tenían aletas impares. Se alimentaban sorbiendo agua con un aparato bucal anterior, ingeriendo material suspendido para su nutrición y expulsando el agua filtrada a través de sus branquias.

Los primeros peces carentes de mandíbulas (agnatos) que se conocen son fósiles del Cámbrico tardío. Prosiguen su historia con éxito hasta mediada la era paleozoica, aunque apenas si se diversifican. En algún momento del Devónico se producen dos hechos revolucionarios en el desarrollo de los peces: a partir del par anterior de orificios branquiales surgen las mandíbulas, y las aletas se hacen pares. Con un mayor surtido de fuentes alimenticias y un mejor equilibrio natatorio, los primeros peces mandibulados experimentan una diversificación espectacular. (Los agnatos fueron declinando, aunque todavía mantienen representantes, como las actuales lampreas.)

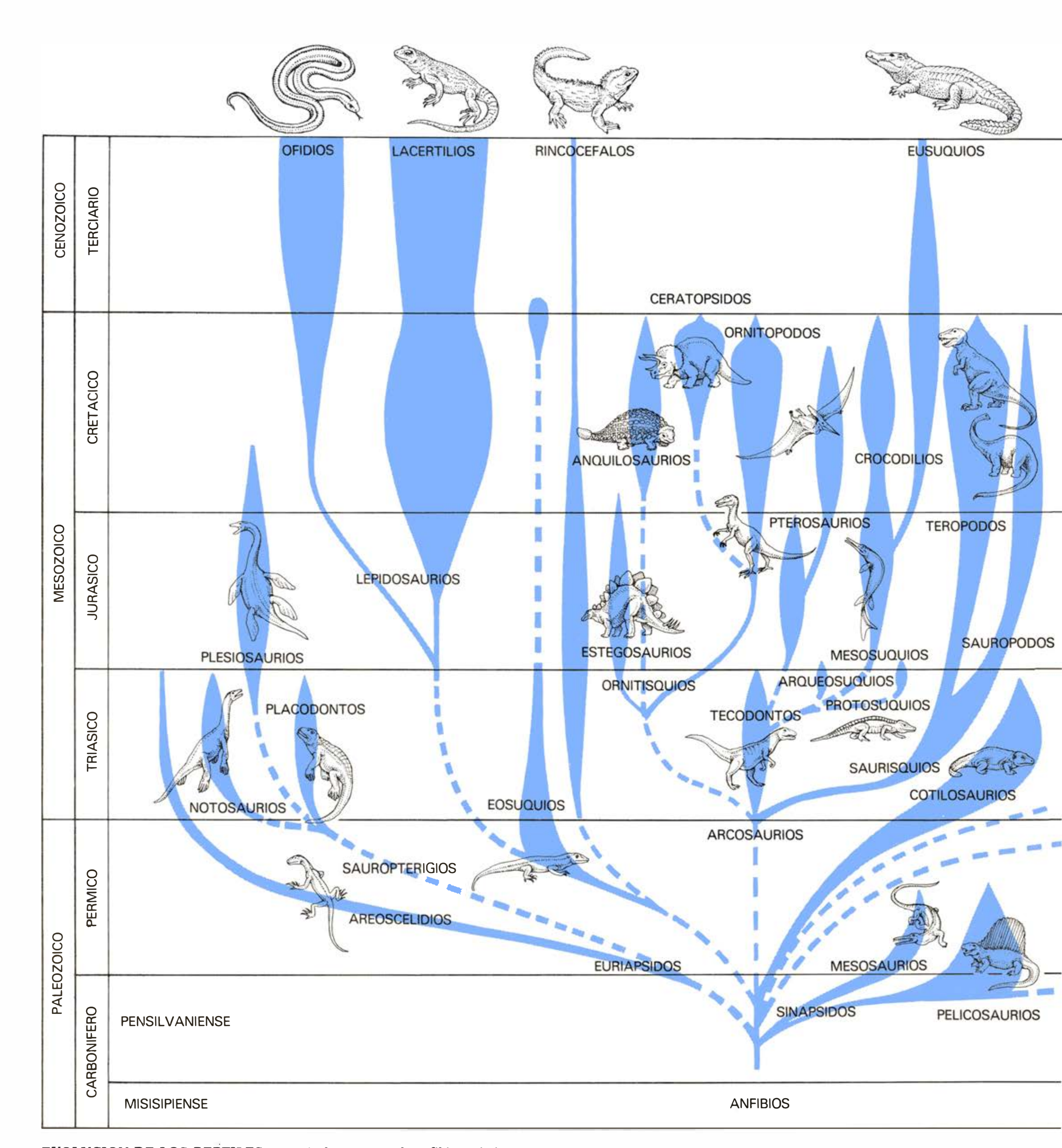
Los dos tipos más importantes de peces mandibulados fueron los que poseían aletas con radios y los que las tenían lobuladas. La gran mayoría de peces actuales desciende del tipo de aletas con radios. Los peces de aletas lobuladas tuvieron un éxito mucho menor (sobreviven tan sólo a través de los peces pulmonados y unas cuantas formas marinas reliquias); sin embargo, estaban provistos de soportes óseos en el interior de las aletas, a partir de los cuales aparecieron las extremidades de los demás vertebrados. Los primeros anfibios surgieron de un grupo primitivo de peces con aletas lobuladas (los ripidistios), y de esta forma todos los vertebrados de cuatro patas (tetrápodos) y sus descendientes evolucionaron tambíen a partir de ese grupo de peces desaparecido.

La energía necesaria para mantener a los primeros animales marinos debió venir suministrada por organismos unicelulares fotosintetizadores, en un principio (y aún hoy siguen constituyendo ellos el principal aporte); sin embargo, en algún momento de las postrimerías del Precámbrico surgieron las algas pluricelulares. Es poco lo que se conoce sobre la diversidad y abundancia de estas plantas; debieron, haber contribuido en forma de detritus en favor de las comunidades de invertebrados, y quizá sirvieron de alimento directamente. Posiblemente, las bacterias del suelo, los hongos y las plantas inferiores colonizaron la tierra durante el Cámbrico, y quizá las orillas de marismas y bahías dieron soporte a tipos vegetales resistentes y semiacuáticos. No obstante, hasta el Silúrico no llegarían a aparecer las primeras líneas de plantas no acuáticas cuyos descendientes forman los miembros principales de la flora terrestre. Las primeras plantas se dispersaron desde pantanos y marismas hacia zonas más secas y altas. A medida que se fue extendiendo el cinturón verde, lo hicieron los animales; artrópodos y probablemente gusanos, que se alimentaban de residuos vegetales y, en algunos casos, de la misma planta. Así fue como aparecieron sobre la tierra las presas que serían necesarias para abastecer las poblaciones de grandes tetrápodos, que llegaron durante el Devónico.

No pocas de las primeras líneas de anfibios desarrollaron unos cuerpos de tamaño más bien grande y se propagaron por los hábitats disponibles, haciéndose herbívoros y depredadores de muchos materiales alimenticios que se encontraban en zonas acuáticas, semiacuáticas y terrestres. Aunque debieron ser muy resistentes, rivalizando con los reptiles en este aspecto, quizá se veían todavía obligados a volver al medio acuático para la reproducción, como ocurre hoy con ranas y sala-

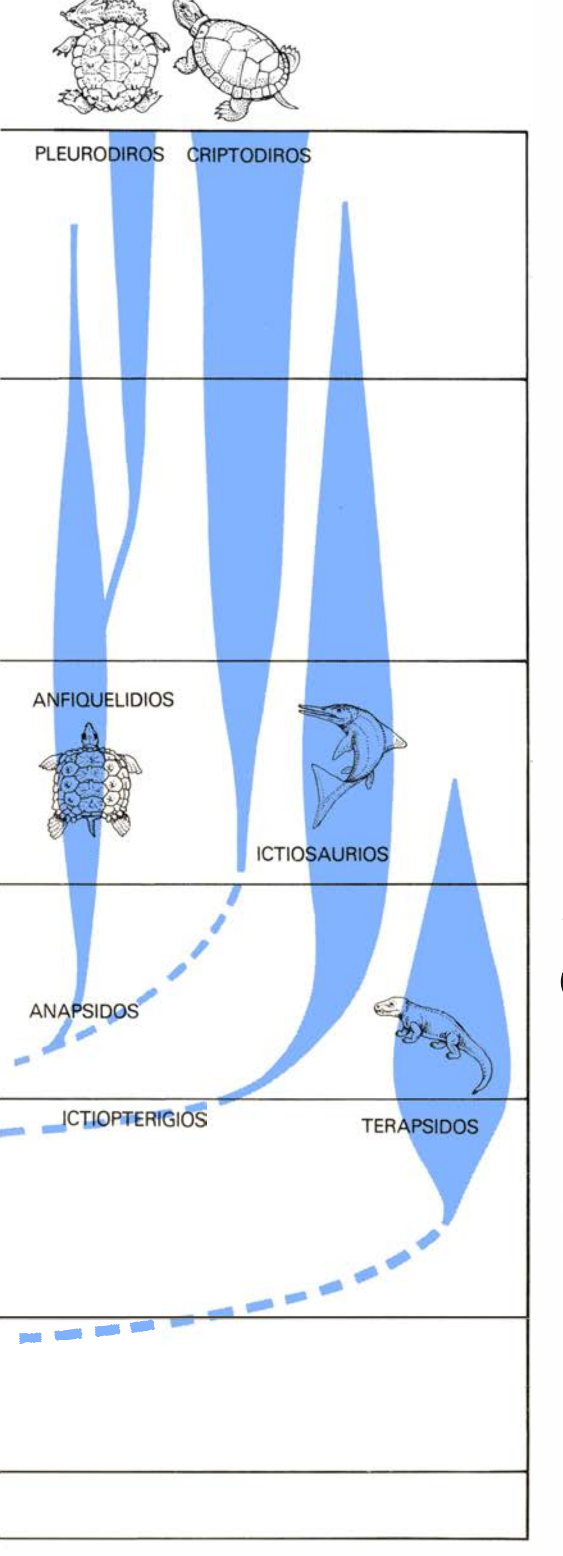
mandras. Pero los anfibios modernos difieren grandemente de las formas de tamaño notable que predominaron en la tierra durante unos 75 millones de años. Los antecesores modernos aparecieron probablemente a finales de la era paleozoica; se trataba de formas de tamaño pequeño adaptadas a hábitats marginales, que aprovechaban los recursos no utilizados por sus semejantes más robustos. De esta manera, tal vez, escaparon de la competencia con vertebrados posteriores.

Los reptiles surgieron a partir de una línea primitiva de anfibios, liberada de la dependencia del agua gracias al desarrollo de un huevo que pudo crecer en un medio terrestre. Los reptiles se diversificaron rápidamente y ocuparon todos los ambientes en que estaban instalados sus primos de gran tamaño, los anfibios, transformándose con éxito en depredadores y com-



EVOLUCION DE LOS REPTILES, a partir de un grupo de anfibios primitivo que se independizó del medio acuático gracias al desarrollo de un huevo que se incubaba ya en el suelo. Al diversificarse rápidamente, los reptiles llegaron con el tiempo a dominar la vida terrestre. Los pelicosaurios y los terápsidos fueron dos grupos de reptiles que conocieron un éxito especial, siendo los terápsidos quienes se irían gradualmente diversificando más. En el Triásico surgieron los dinosaurios en la línea de los reptiles e iniciaron una dominación del medio terrestre que habría de durar 150 millones de años. En este esquema y en los

petidores. Los grandes anfibios languidecieron hasta extinguirse a finales del Triásico. Pero ya en las postrimerías del Pérmico los reptiles habían empezado a predominar. Hubo dos grupos que alcanzaron un éxito especial: los pelicosaurios (conocidos por sus grandes aletas dorsales) y los terápsidos, que se mostraron quizá más activos y agresivos, pues eclipsaron a los pelicosaurios, en lo que a diversidad se refiere, a principios del Triásico.



siguientes que trazarán la evolución de plantas y animales la amplitud de una raya o una banda simboliza el tamaño relativo del grupo durante el correspondiente período geológico, que se adjuntará.

Los terápsidos cedieron el cetro dominante a los reptiles dinosaurios. Estos se desarrollaron durante el Triásico y no se extinguieron hasta 150 millones de años más tarde. Durante ese intervalo, sufrieron varias oleadas de extinción, lo que afectó en medida sobresaliente a las especies dotadas de un cuerpo mayor, pero en otras tantas ocasiones los dinosaurios volvieron a experimentar nuevas radiaciones a partir de pequeños núcleos supervivientes y así mantener su dominio. Finalmente, desaparecieron a finales del Cretácico, hace ahora unos 65 millones de años.

A lo largo de la mayor parte de su período de ocupación, los dinosaurios compartieron la tierra con un grupo de animales pequeños, activos y con pelaje que había surgido de la línea depredadora terápsida: los mamíferos. La evolución de los mamíferos está especialmente bien registrada a través de los fósiles, que ponen de manifiesto la aparición gradual de rasgos esqueléticos mamiferoides a partir de características reptilianas. Por desgracia, a través del registro fósil no se pueden determinar normalmente muchas características mamiferoides. Entre ellas: la homeotermia, el pelaje, el diafragma, el aumento de la agilidad y los músculos faciales que posibilitaban la acción de mamar. Los mamíferos deben haber compartido, algunas de estas características, por lo menos, con sus antepasados terápsidos. Todas ellas forman, en los mamíferos, un único conjunto adaptativo.

Cuando los dinosaurios se hubieron extinguido, los mamíferos se irradiaron hasta ocupar los hábitats dejados vacíos y dominar a su vez el medio terrestre. Puesto que los mamíferos son, en comparación con los reptiles vivientes, despiertos y activos, sorprende que esa radiación no la experimentaran antes haciendo frente a los dinosaurios. Una razón posible quizá sea que los dinosaurios eran también activos, despiertos y homeotermos (de sangre caliente). La postura de los dinosaurios sugiere agilidad; en comparación con los huesos de tetrápodos homeotermos y poiquilotermos (de sangre fría) que viven hoy, los huesos de los dinosaurios contienen conductos que hacen pensar en un torrente sanguíneo caliente. Asimismo, el registro fósil de las proporciones depredador/presa sugiere que los dinosaurios necesitaban gran cantidad de alimento, lo mismo que los mamíferos homeotermos y distinto que los reptiles poiquilotermos.

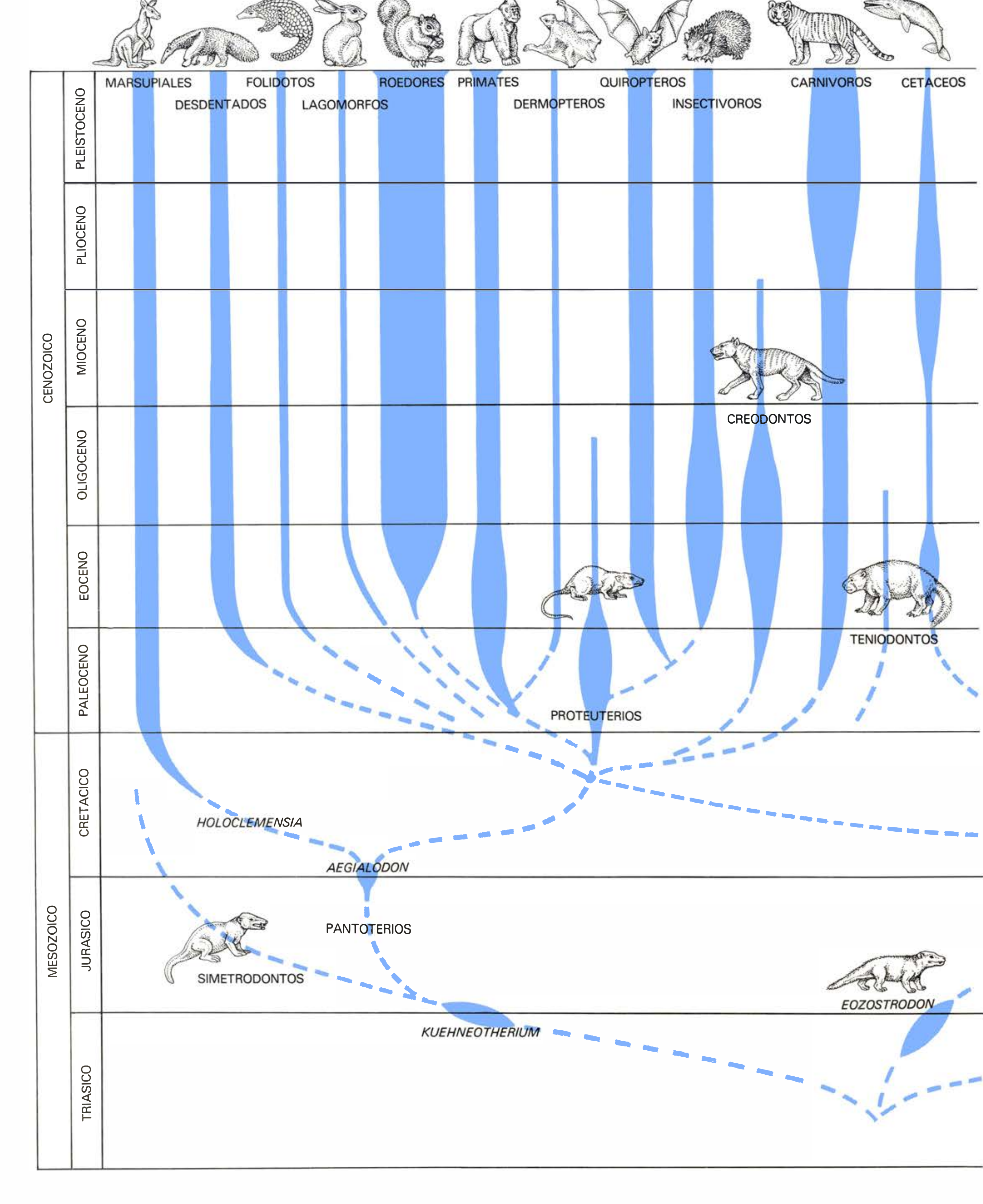
Su prolongado dominio se explicaría mejor si los dinosaurios hubieran sido homeotermos. Alcanzaron una talla mayor que los mamiferoides de su tiempo; hasta la tasa de descendencia por nacimiento era superior a la mayoría de los mamíferos. Sin lugar a dudas, los mamíferos eran los animales pequeños y, grandes, los dinosaurios en el cuadro faunístico de entonces. Aun cuando las repetidas extinciones disminuyeron la diversidad existente entre los dinosaurios, los supervivientes siguieron superando en tamaño a los mamíferos y pudieron mantenerse y dar lugar a las líneas básicas a partir de los cuales la evolución volvió a crear animales de tamaño notable.

La razón de la extinción definitiva de los dinosaurios continúa envuelta en el misterio, pero parece que tuvo que ver con la capacidad ambiental del Cretácico. Sólo aquellos animales de tamaño pequeño, que no pasaran de los 8 kilos de peso, pudieron sobrevivir a las olas de extinciones de la fauna del suelo que cerró el período cretácico; los mamíferos eran todavía menores.

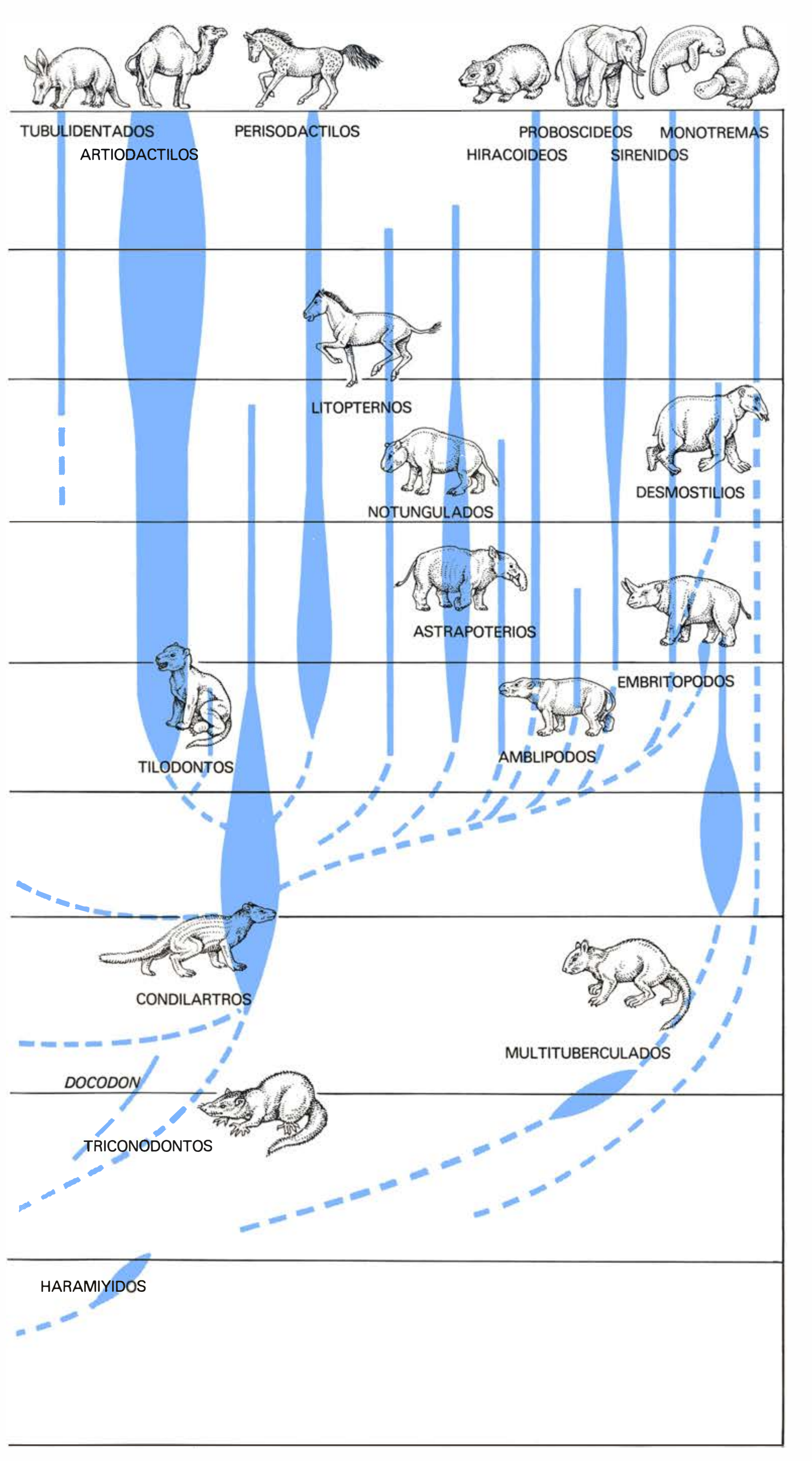
En su larga coexistencia con los dinosaurios, los mamíferos experimentaron ciertas mejoras que los situaron en buena posición. Durante el Cretácico surgieron formas placentarias de mamíferos, que se diversificaron relativamente. Los primates, orden en el que se encuadra la especie humana, aparecieron en un momento en que dominaban todavía los dinosaurios. Hubo, pues, varias líneas de mamíferos que sobrevivieron a los dinosaurios. A lo largo de la era cenozoica se diversificaron de manera impresionante. Bastantes líneas que nacieron entonces se extinguieron, de suerte que son muchos menos los órdenes actuales que los existentes durante algún tiempo en la era cenozoica.

La actividad evolutiva de los mamíferos alcanzó su cota máxima a lo largo de los últimos dos millones de años; lo que se debió, probablemente, a la gran diversidad climática que estuvo asociada a la última glaciación cenozoica. El último episodio de la vida de los mamíferos fue una ola de extinciones que se mostró especialmente cruel con los grandes mamíferos, sin descontar entre ellos a especies próximas al hombre.

Los primates de comienzos del Cenozoico eran pequeños. Probablemente tenían unos hábitos muy parecidos a los de la ardilla. Muchos rasgos que son característicos de los primates (visión binocular por superposición de los campos visuales, rostro corto, manos prensiles, aumento del tamaño del encéfalo y de la capacidad de vigilancia) resultaron quizá de adaptaciones a la vida arbórea. La línea que, con el tiempo, conduciría hasta el hombre des-



EVOLUCION DE LOS MAMIFEROS, a partir de un grupo de terápsidos depredadores. Los primeros mamíferos eran animales de talla pequeña; los que sobrevivieron a la grave extinción de animales terrestres que aconteció en las postrimerías del Cretácico no alcanzaban los 8 kilos de peso. A los dinosaurios sobrevivieron varias líneas de mamíferos; durante el Cenozoico, el grupo de los mamíferos se diversificaron ampliamente. Los primeros primates aparecieron



cuando todavía predominaban los dinosaurios; esos primates primitivos eran unas criaturas pequeñas arborícolas y cuyas costumbres podrían ser semejantes a las de las orillas. La línea de mamíferos que, con el tiempo, condujo hasta el hombre se generó en el suelo, en donde primero pació y luego cazó con éxito.

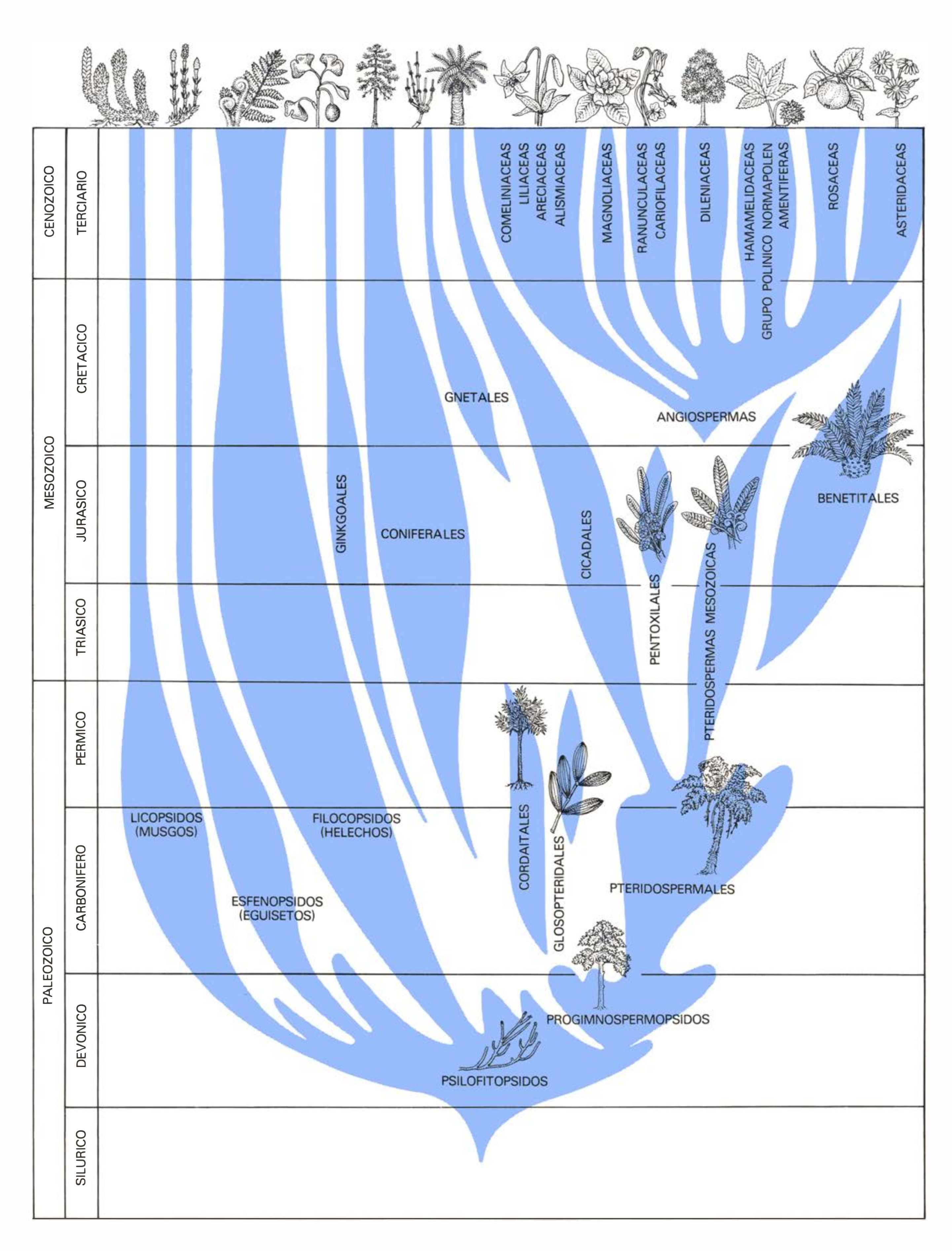
cendió de los árboles al suelo de los bosques para pastar y, si se terciaba, cazar; se asentaría probablemente en los lindes de los bosques con acceso a zonas moderadamente abiertas. La adaptación persistente a un hábitat terrestre condujo a la postura erecta. Se formaron bandas de cazadores-recolectores. Probablemente, la especial disposición dentaria de los seres humanos, con reducción de los caninos, tuvo que ver con los cambios en la dieta que acompañaron al avance de la evolución social. Se ha sugerido que el hombre apareció, finalmente, al darse un desplazamiento más intenso hacia la caza mayor, aumentando el grado de astucia, inteligencia y cooperación.

La pauta histórica seguida por las plantas continentales es similar a la de los vertebrados de tierra adentro, con olas de extinción y sustitución y la aparición episódica de nuevas formas dominantes. En el Devónico, cuando aparecieron los primeros bosques, las comunidades primitivas de licópsidos, esfenópsidos y helechos se expandieron y llegaron a dominar la flora de tierra firme. Estas formas vegetales se reproducen por esporas y prefieren condiciones de humedad.

Las plantas portadoras de semilla y polen se desarrollaron ya en el Devónico. Se diversificaron durante el Carbonífero; en tiempos del Pérmico comenzó a expandirse una línea, la de las coníferas, que dominarían la flora mesozoica. El desplazamiento hacia las coníferas estuvo asociado a la ocurrencia de climas más secos.

Hubo otro corrimiento en el predominio vegetal en las postrimerías del Cretácico. Las plantas con flores (angiospermas) registraron una expansión explosiva y se hicieron con el dominio del medio terrestre. (En nuestros días sigue perviviendo un cuarto de millón de distintas especies de angiospermas.) Según parece, las primeras plantas con flores fueron formas herbáceas, especies oportunistas adaptadas a una reproducción rápida. Las especializaciones en cuanto a la reproducción, incluyendo en éstas el desarrollo de flores y la aparición de sistemas de polinización por insectos, constituyeron una ventaja general frente a las coníferas, que crecen con mayor lentitud.

Existe un gran vacío en nuestro conocimiento sobre los pormenores de la diversidad y la abundancia de las especies vegetales del Paleozoico y Mesozoico. Las transiciones más relevantes entre los elementos florales dominantes se parecen a las que sucedieron en el caso de los animales de tierra firme; mas, por lo que se sabe, no se corresponden con los acontecimientos que afectaron al reino animal. Así, por ejemplo, las angiospermas esta-



LAS PLANTAS TERRESTRES VASCULARES evolucionaron de acuerdo con las pautas descritas en la ilustración. En el Devónico, el conjunto primitivo de esfenópsidos, licópsidos y filocópsidos dominaron la flora. Estas formas se reproducen por esporas y prefieren condiciones de humedad. Las plantas portadoras de semillas y polen se desarrollaron a lo largo del Devónico; en el Pérmico había empezado ya la proliferación de coníferas, que las haría dominantes en el Mesozoico. A finales del Cretácico, las angiospermas (plantas con flores) se multiplicaron de un modo espectacular, consiguiendo el predominio en la flora.

ban ya bien establecidas mucho antes de que se extinguieran los dinosaurios. Ni tampoco las sucesivas olas de extinción de tetrápodos que ocurrieron durante el Mesozoico tuvieron reflejo, según conocemos hoy, en la historia de las plantas continentales.

La historia evolutiva de plantas y animales, desde el origen de los reinos y sus principales subdivisiones hasta la aparición de las especies recientes, se nos manifiesta como una serie de respuestas biológicas a las oportunidades que presentaba el ambiente. Las primeras diversificaciones, a principios del Cámbrico, produjeron una serie de tipos de organización corporal, cada uno de los cuales se adaptaba a un modo particular de vida. Muchos tipos de éstos demostraron hallarse aptos para modos de vida ulteriores, y se diversificaron extensamente; constituyen lo que hoy denominamos phyla. Pero otros acabaron por extinguirse más pronto o más tarde. Las extinciones son, en cierto modo, una medida que nos da el éxito de la evolución al adaptar los organismos a condiciones ambientales específicas. En el momento en que esas condiciones desaparecen, se acaban también los organismos. De esta manera, la selección tiene a su disposición nuevas oportunidades para desarrollar tipos nuevos de organismos de entre los supervivientes. Las nuevas formas consiguen a veces un éxito espectacular, sobre todo cuando su adaptación les da acceso a un nicho relativamente inexplorado.

Los grupos que desaparecen no son sustituidos por otros grupos totalmente nuevos, sino por ramas salidas de las otras líneas. Por consiguiente, conforme el tiempo transcurre, baja la cantidad de tipos de organismos distintos, en tanto que los grupos que permanecen tienden a diversificarse más, en promedio.

Los grupos extintos no estaban necesariamente peor adaptados, ni eran estructuralmente inferiores, que los supervivientes, excepto en lo que hacía relación a la secuencia de cambios ambientales que tuvieron lugar. Dicha secuencia, controlada en última instancia por los cambios físicos ocurridos en la dinámica del planeta, es independiente de las formas vivas que se aferran a la adaptación como medio de supervivencia en los continentes o en los océanos.

Si los cambios físicos hubieran sido distintos, otros habrían sido los supervivientes. No podemos decir qué formas de vida ocuparían hoy la tierra si la historia física del planeta hubiera seguido otros derroteros. Sólo podemos estar seguros que serían distintos de los que contemplamos hoy.

Polimorfismo cromosómico y evolución

El estudio del poliformismo cromosómico de Drosophila subobscura, especie de amplia distribución geográfica, pone de manifiesto la importancia de los factores históricos y la adaptación en la evolución

Antonio Prevosti

Una de las características generales del sistema genético de todos los seres vivos es hacer posible el intercambio de información entre las dotaciones genéticas de los individuos de la misma especie. Dicho intercambio tiene por consecuencia la recombinación genética, es decir, la producción de dotaciones genéticas nuevas, que combinan partes de la información portada por los individuos que intervienen en el proceso.

La universalidad de la recombinación genética indica que debe representar un papel importante en los fenómenos biológicos. Aunque las materias primas que utiliza la evolución para variar las características de los seres vivos sean las mutaciones, con éstas solas la evolución no sería quizá posible o, por lo menos, resultaría un proceso enormemente lento. Si en un sistema complejo, como un organismo, introducimos cambios al azar, mutaciones por ejemplo, lo más probable es que tengan efectos deletéreos. Por tanto, con sólo la mutación, en el transcurso de las generaciones se irían acumulando en los organismos caracteres predominantemente deletéreos que disminuirían su eficacia biológica. Con ello aumentaría mucho su probabilidad de extinción, mientras que la probabilidad de aumento de la eficacia biológica sería reducidísima. Esta probabilidad sólo podría mantener la evolución en organismos con poblaciones muy grandes, superiores incluso a las de las bacterias y virus, en las cuales la relación entre la tasa de mutación y la tasa de reproducción estuviese mucho más desplazada hacia ésta que en todas las especies actualmente existentes.

La recombinación genética, en cambio, combina y recombina las mutaciones que presentan los distintos individuos de una población facilitando la eliminación de las deletéreas y, al mismo tiempo, la formación de individuos que reúnen variantes genéticas eficaces. Así, dos individuos que combinen genes eficaces y deletéreos distintos, por ejemplo uno con *Ab* (siendo *A* eficaz y *b* deletéreo) y otro con *aB* (siendo *a* deletéreo y *B* eficaz), por recombinación genética producirán individuos *ab* y *AB*. Los primeros tenderán a ser eliminados por la selección natural, mientras que los segundos serán favorecidos. De esta manera irán apareciendo individuos con una acumulación de genes eficaces; lo cual, debido a la mayor probabilidad de que las mutaciones sean deletéreas, resultaría mucho más lento, si no imposible, sin la recombinación genética. Gracias a esto los genes de los individuos de una población se van combinando en formas continuamente distintas, cuya eficacia se contrasta al ser sometidas a la prueba de la selección natural. El número posible de estas combinaciones es fabuloso, en general muy superior al de individuos existentes no sólo en la población, sino en toda la historia de la especie. El número de combinaciones distintas que se podrían formar en una especie haplonte (organismo sexual haploide o dotado de un solo juego de cromosomas no apareados), cuya dotación genética estuviera formada por 5000 genes, con dos formas alélicas cada uno, sería 2^{5000}, es decir, una cifra de más de 1500 dígitos. Vemos que la variabilidad genética potencial de las poblaciones es enorme. Sin recombinación genética esta variabilidad potencial sería la misma, pero mucho menor la probabilidad de que aparecieran combinaciones eficaces; para que la evolución pudiera explotarla, se necesitarían poblaciones de un número de miembros muy superior al de las existentes.

En los párrafos anteriores la eficacia de los genes se ha presentado de forma muy simplificada. Como si fuese independiente de las propiedades de los demás genes del mismo genotipo y de las relaciones entre el organismo y el ambiente. Esto obviamente no puede ser así. La eficacia de una parte de un sistema depende de las características del resto del mismo. En términos vulgares, una pieza que puede ser clave para el funcionamiento de una máquina, podría ser la causa de ineficacia total en otra. Verbigracia: las mutaciones que determinan la falta o el desarrollo anormal de alguno de los 5 dedos en las manos y pies de muchos mamíferos, incluido el hombre, constituyen un defecto y, por tanto, una pérdida de eficacia de sus portadores; pero no así en los caballos; en éstos, las mutaciones que restablecieran los 5 dedos bien desarrollados en sus extremidades determinarían una pérdida de eficacia, por dificultar la locomoción.

En general, como resultado de la selección, los genes integrantes del genotipo en los individuos de una población forman combinaciones eficaces y se dice que están coadaptados. Debe entenderse que la coadaptación no sólo depende de las propiedades de dichos genes sino también de las condiciones ambientales en las que se utiliza la información que portan. Por consiguiente, mientras que para lograr una adaptación a nuevas condiciones y para la evolución en general la recombinación genética es indispensable, cuando una población está adaptada a condiciones ambientales estables es ventajoso que los conjuntos de genes coadaptados no se destruyan. En este último caso la recombinación deja de ser eficaz. Esto puede formularse en otros términos. La recombinación genética es un mecanismo que favorece la flexibilidad evolutiva, la "capacidad exploratoria" de una población para encontrar nuevos caminos evolutivos y nuevas adaptaciones al ambiente. Esta flexibilidad, sin embargo, comporta una pérdida de eficacia para mantener la adaptación ya conseguida, a veces a unas condiciones que pueden mantenerse estables durante mucho

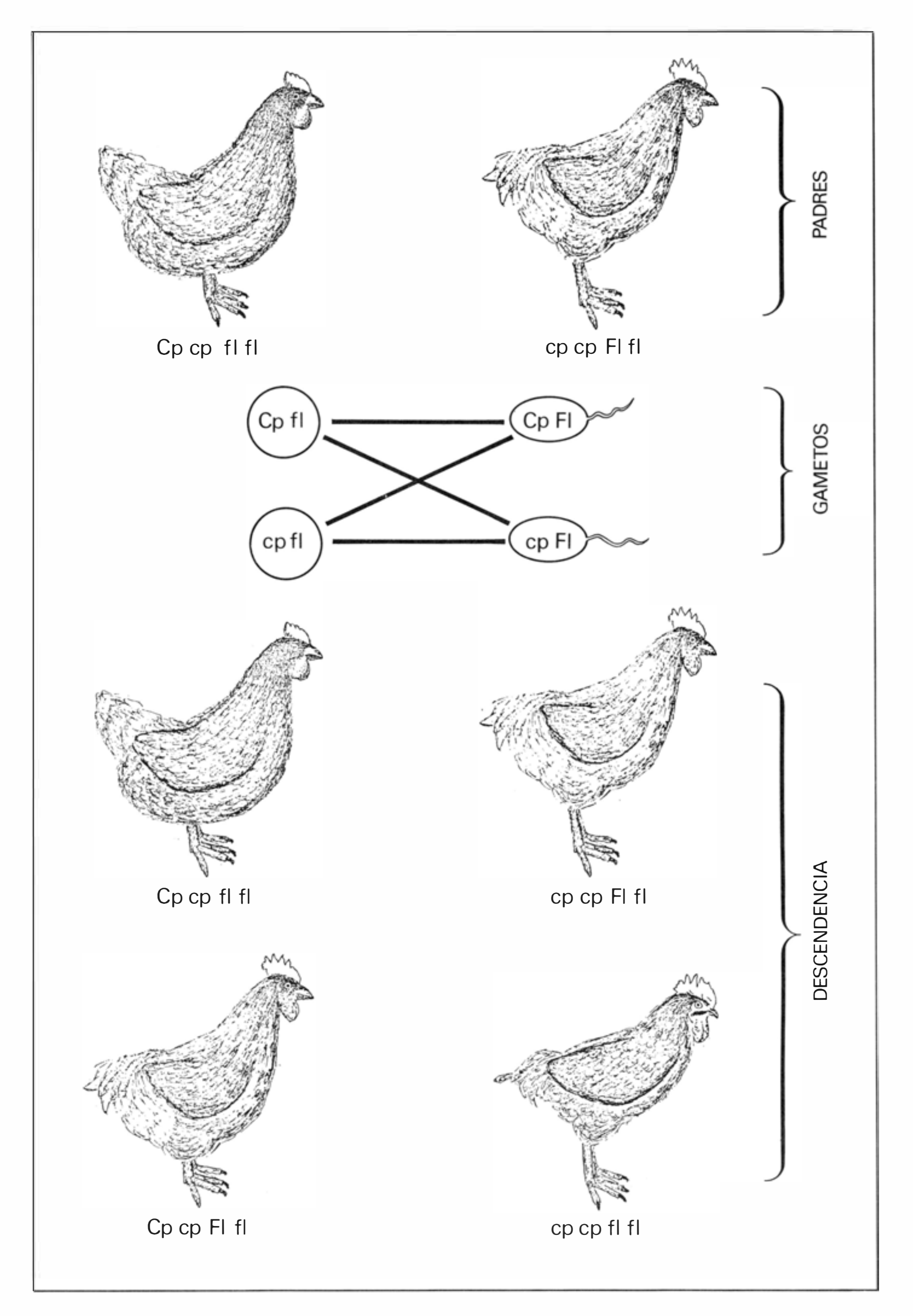
tiempo. Ello explica la existencia, en el sistema genético de muchas especies, de mecanismos que limitan la recombinación genética, favoreciendo la estabilidad de la adaptación. Incluso desde un punto de vista puramente lógico, es evidente que, las características que convienen a un sistema evolutivo, como los sistemas vivientes, deben conjugar cierta flexibilidad con cierta estabilidad. Sin flexibilidad no habría cambio. Sin cierta estabilidad, el cambio no podría tener un sentido y, por tanto, no sería evolutivo: se trataría de un continuo tejer y destejer, sin avance alguno. Para que un sistema pueda evolucionar es necesario que pueda conservar las mejoras que va adquiriendo, pero también que pueda desprenderse de las características superadas e inoperantes cuando el nuevo avance evolutivo lo requiera. De un compromiso adecuado entre estabilidad y flexibilidad depende la eficacia evolutiva de un sistema.

En los sistemas vivientes dicho compromiso se manifiesta de diversas formas, desplazándose unas veces en favor de la estabilidad y otras en favor de la flexibilidad. El desplazamiento suele depender de las necesidades del momento, aunque no siempre es así. En particular, es bastante frecuente el desplazamiento hacia la estabilidad, produciéndose una especialización de la cual es difícil salir y que puede conducir a la extinción.

La flexibilidad de los sistemas vivientes se basa en la mutación y la recombinación genética. El mecanismo que conduce a la adaptación es básicamente la selección natural. La deriva genética perturba el efecto de los factores anteriores pudiendo a veces contribuir a la flexibilidad y otras a la estabilidad de los procesos evolutivos.

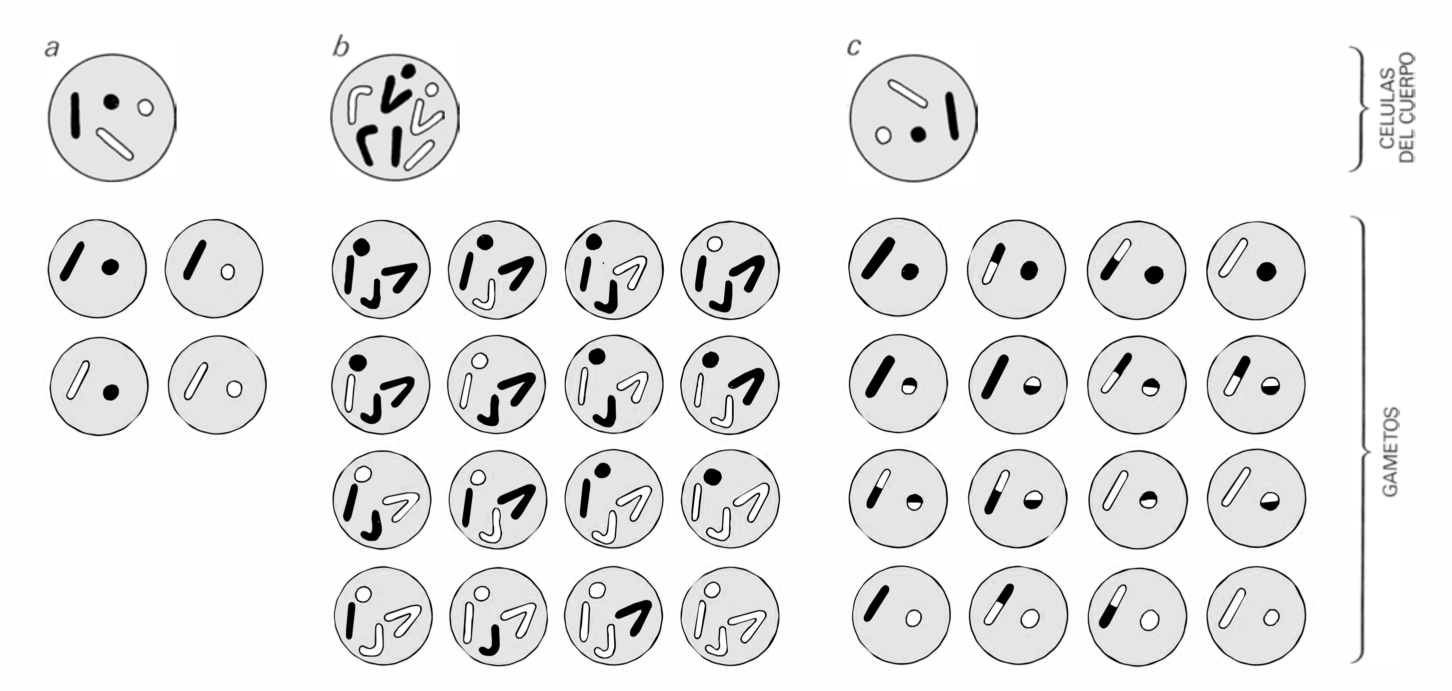
En los organismos eucariontes (con núcleo y cromosomas propiamente dichos), la recombinación genética suele estar asociada con la reprodución sexual, pues tiene lugar en la meiosis. La magnitud de la recombinación genética depende del sistema genético de la especie, que está constituido por su modo de reproducción y la estructura de su material genético.

La reproducción sexual cruzada, con igual número de individuos reproductores de ambos sexos, es la que más favorece la recombinación genética. La combinación de la reproducción sexual con la asexual, o con algún modo de partenogénesis, es característica de especies con una estrategia evolutiva en la que la estabilidad desempeña un papel importante. La falta total de reproducción sexual, si no está compensada por la existencia de otro mecanismo de recombinación genética, corresponde a una estrategia basada exclusivamente en la



POR RECOMBINACION GENETICA aparecen individuos normales al cruzar una estirpe de pollos con las patas muy cortas con otra con alas cortas y sin cola por fragilidad de las grandes plumas de dichos órganos. La mitad de los gametos formados por el progenitor de patas cortas portan el gen dominante *Cp*, determinante del defecto, y la otra mitad portan el alelo normal de dicho gen (*cp*). Igualmente la mitad de los gametos del progenitor de plumas frágiles tienen el alelo dominante *Fl* responsable del carácter deletéreo y la otra mitad su alelo normal (*fl*). Como en el pollo la reproducción es sexual y cruzada, dichos gametos se combinan al azar y producen 4 clases de descendientes, a haber: 1/4 de los cuales poseen patas cortas, 1/4 portará plumas frágiles, 1/4 con patas cortas y plumas frágiles y 1/4 con patas y plumas normales.

estabilidad. Esta última estrategia conduce a un fondo de saco evolutivo, es decir, sacrifica el futuro evolutivo en aras de un mayor éxito en las condiciones actuales. Otra característica del modo de reproducción es la longitud de generación, es decir, el tiempo comprendido entre el inicio de la madurez reproductora de los individuos correspondientes a dos generaciones sucesivas. Un tiempo de generación corto favorece la flexibilidad evolutiva, pues permite que en un período de tiempo dado se produzcan más recombinantes. Los factores determinantes de la estructura del material genético son el número de dotaciones de genes (genomas), el número de cromosomas en que está repartida la información genética de cada genoma, la frecuencia de quiasmas (puntos de intercambio entre los cromosomas homólogos en

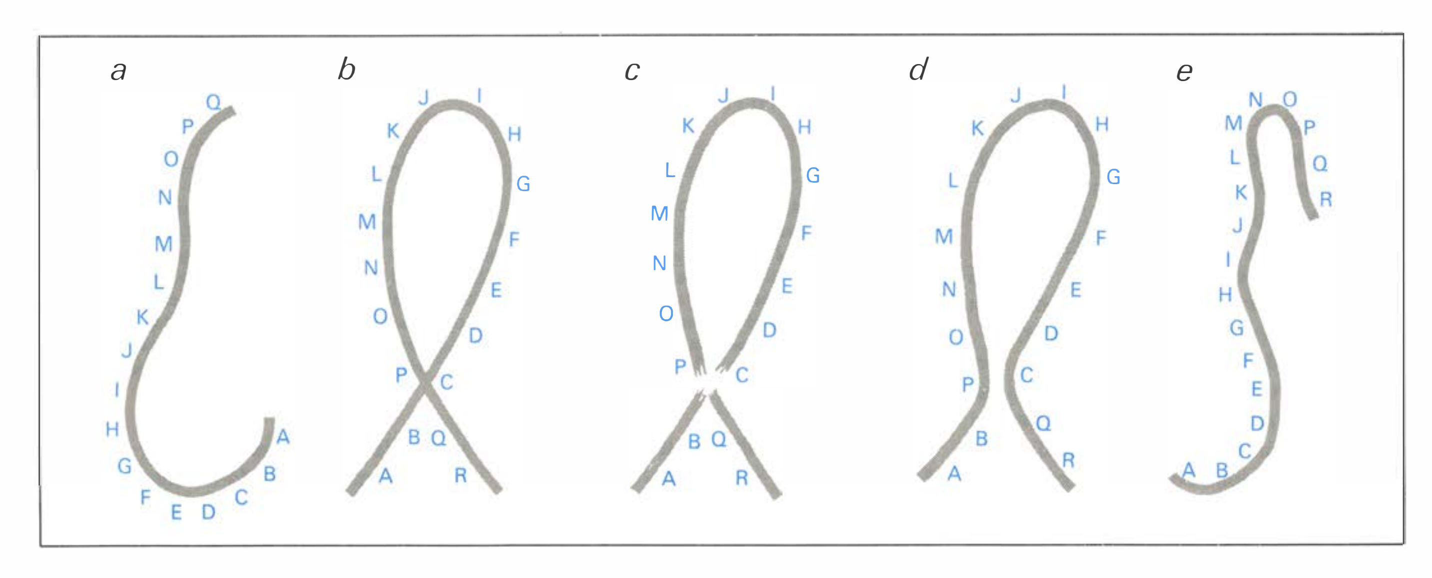


CUANTO MAYORES son el número de cromosomas y la frecuencia de puntos de intercambio entre los cromosomas homólogos, mayor es la variabilidad genética que se genera en la meiosis. *a)* Sin intercambio entre los cromosomas homólogos y con dos pares de cromosomas se forman cuatro clases de gametos. *b)* Sin intercambio entre los cromosomas homólogos y cuatro pares de cromosomas se forman 16 clases de gametos. *c)* Con dos pares de cromosomas y un punto de intercambio entre los pares de homólogos, si este punto estuviera localizado siempre en el mismo sitio, se formarían 16 clases de gametos. Como la localización de los puntos de intercambio es en realidad variable, el número de gametos distintos que pueden formarse resulta prácticamente sin límites.

la meiosis) por cromosoma y la existencia de peculiaridades estructurales de los cromosomas, tales como inversiones y translocaciones, que limitan o eliminan la recombinación genética entre los cromosomas homólogos en la meiosis.

El número de genomas no influye en la intensidad de la recombinación genética, pero sí en su manifestación. Esta es inmediata si hay un solo genoma por célula, y es progresivamente más lenta a medida que el número de genomas es mayor. La posesión de dos genomas, característica de los organismos diplontes, parece ser especialmente favorable en relación con el compromiso estabilidad-cambio; probablemente por ello constituye la situación más frecuente en los organismos eucariontes, especialmente los superiores.

Cuanto mayor sea el número de cromosomas por genoma (*n*) más favorecida estará la recombinación genética. Aunque no sea una regla fija ni mucho menos, parece que los organismos de tiempo de generación y vida largos tienden a poseer un número (*n*) más elevado. Los largos períodos del ciclo biológico sin reproducción sexual se compensan con una mayor frecuencia de recombinación cuando ocurre dicha reproducción. También puede ocurrir que en estos organismos sea mayor la presión de selección a que están sometidas las combinaciones genéticas eficaces, ya que los nuevos individuos tienen que competir con una población muy estable, debido a la larga duración de la vida



LAS INVERSIONES se originan en los cromosomas por rotura de un segmento, que vuelve a soldarse en el lugar donde estaba, aunque en posición invertida. El proceso indicado en la figura puede explicar dicho origen. *a)* Un cromosoma con la ordenación primitiva de genes; *b)* En muchas fases del ciclo celular, la longitud de los cromosomas es muy superior a la del diámetro nuclear, por lo que están replegados sobre sí mismos, pudiendo formar bucles; *c)* Hay agentes como las radiaciones ionizantes de onda corta y ciertas substancias químicas que producen roturas en los cromosomas. Si uno de estos agentes actúa sobre el lugar en que dos puntos del filamento cromosómico están superpuestos, pueden producirse dos roturas simultáneas, quedando separado un segmento del cromosoma de sus extremos; *d)* Los extremos pueden volver a soldarse con el fragmento central roto, pero intercambiándose los puntos de unión respecto a la disposición originaria; *e)* De ello resulta una ordenación cromosómica nueva que presenta una secuencia invertida con respecto a la originaria.

de sus individuos. La frecuente asociación de pocos cromosomas con una vida corta, que comporta un rápido recambio de los individuos de la población, corresponde a la situación inversa a la anterior. El pequeño número de cromosomas limita la recombinación genética en la meiosis, pero esta limitación está compensada por la frecuencia de las generaciones y el amplio recambio de individuos en la población.

Es obvio que la frecuencia de quiasmas, o sea de puntos de intercambio entre los cromosomas homólogos en la meiosis, tiene importancia para la recombinación genética. Como mecanismo que favorece la estabilidad, se observa con cierta frecuencia que en uno de los dos sexos no hay recombinación entre los cromosomas homólogos.

Finalmente, algunos cambios estructurales de los cromosomas (inversiones y translocaciones) desempeñan también un papel importante en la regulación de la recombinación genética durante la meiosis. Su principal efecto es la formación de supergenes, es decir, de bloques de genes que se heredan juntos.

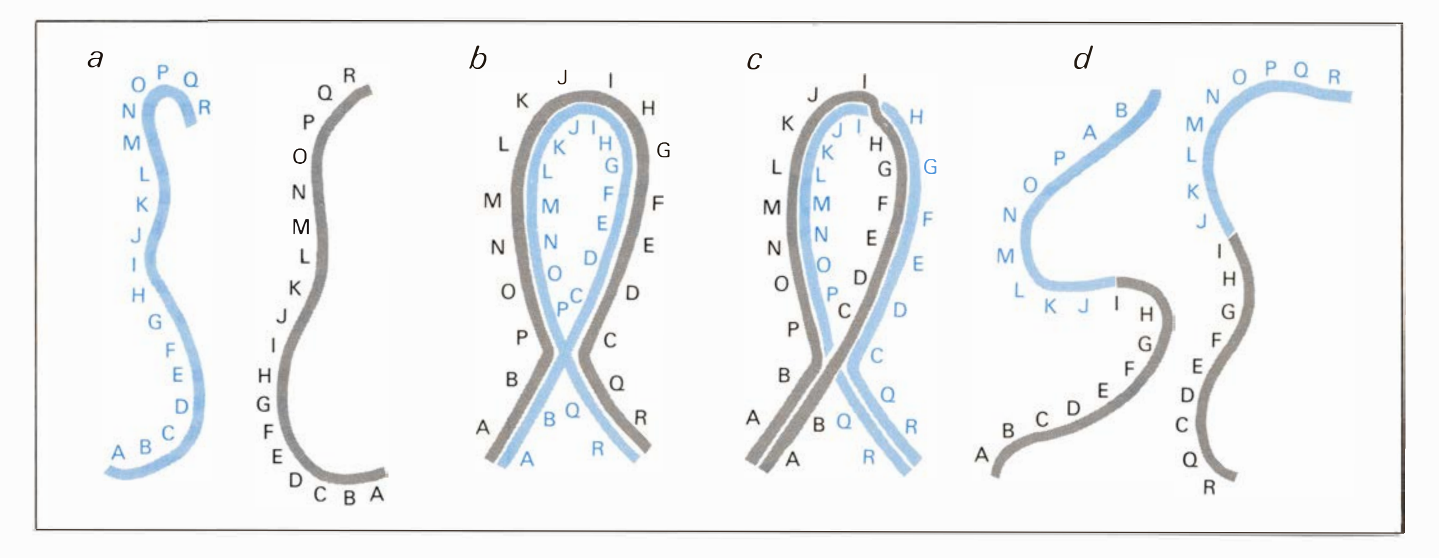
Cuando se rompe un fragmento de cromosoma y vuelve a soldarse en el lugar que ocupaba originariamente, pero en posición invertida, se produce una inversión. Esto puede ocurrir en un cromosoma que forme un asa, como se indica en la ilustración de la página opuesta, si el filamento cromosómico se rompe simultáneamente en los dos puntos que se superponen en el asa. Si a continuación los extremos del segmento central que resulta se sueldan con el lateral al que estaba unido el otro, dicho segmento central quedará invertido respecto a su posición primitiva. No es raro que se produzcan inversiones en segmentos de los cromosomas que ya presentaban alguna inversión.

La secuencia de genes contenidos en los segmentos invertidos es opuesta respecto de la originaria. Así, cuando se van produciendo sucesivas inversiones en un mismo cromosoma, la secuencia de sus genes va cambiando. Por ello, frecuentemente se utiliza la denominación de ordenación cromosómica para designar a los cromosomas que se han diferenciado por inversiones.

Una consecuencia de las inversiones es que bloquean la recombinación genética entre los genes situados dentro de ellas y sus homólogos situados en segmentos no invertidos o que estén dentro de inversiones diferentes. La explicación clásica de esta supresión de la recombinación genética es la siguiente. Los cromosomas homólogos que tienen ordenaciones diferentes, para aparearse en la meiosis forman asas (o figuras más complejas si se diferencian en más de una inversión), pues sólo así pueden aparearse sus regiones homólogas. Si dentro de estas asas se produce un intercambio, los cromosomas resultantes tendrán duplicaciones y deficiencias; por lo cual los gametos que reciban dichos cromosomas, si entran en la fecundación, producirán zigotos inviables debido al efecto letal que tienen, principalmente las deficiencias. No aparece, pues, la recombinación que se produciría a consecuencia de estos intercambios dentro de las inversiones, pues los individuos que deberían presentarla no llegan a desarrollarse. Cuando las inversiones son largas es posible que se produzca un intercambio doble dentro de los segmentos invertidos, apareados en la meiosis. En este caso, los cromosomas homólogos intercambiarán entre sí los segmentos comprendidos entre los dos puntos de intercambio, produciéndose, a consecuencia de ello, recombinación genética.

Es posible que esta explicación clásica de la supresión de la recombinación genética no corresponda a la realidad o, por lo menos, parece que no explica todo lo que ocurre en los heterozigotos por inversión. En general, se observa que en los heterozigotos por ordenaciones cromosómicas no sólo está suprimida la recombinación genética dentro de los segmentos invertidos, sino que, por fuera de ellos, en menor o mayor extensión, también está limitada la recombinación. En algunos casos, principalmente cuando las inversiones son largas, está bloqueada la recombinación en todo el cromosoma. Quizás, el complejo sinaptinémico que se forma entre regiones homólogas invertidas sea anormal y radique ahí la causa de que no se produzca intercambio entre ellas. Por otra parte, en casos como en *Drosophila*, donde sólo hay intercambio entre los cromosomas homólogos en la meiosis de las hembras, parece que los cromosomas heterozigóticos por inversiones, en los que ha habido intercambio, pasan en general a los corpúsculos polares, recibiendo el óvulo los cromosomas no intercambiados de dichos heterozigotos.

A consecuencia de la recombinación, los alelos del conjunto de genes contenidos



SE LLAMA SUPERGEN al conjunto de genes que se heredan en bloque, sin recombinarse con sus homólogos. Las inversiones pueden dar origen a supergenes porque, cuando en la meiosis se produce un intercambio entre segmentos invertidos de los cromosomas, se forman cromosomas con segmentos deficientes o duplicados. El efecto de estas duplicaciones y deficiencias suele ser letal en los zigotos formados a partir de los gametos que las contienen. Por tanto, en los individuos viables, los genes contenidos en las inversiones sólo suelen encontrarse sin recombinar. *a*) Dos cromosomas homólogos que difieren por una inversión (*véase la ilustración inferior de la página opuesta*). *b*) Los cromosomas homólogos que difieren por una inversión, para poder aparearse en la meiosis forman un bucle, como se indica en la figura. *c*) Si dentro del bucle hay un intercambio entre los dos homólogos resultan cromosomas con duplicaciones y diferencias. *d*) Resulta un cromosoma que tiene duplicada la región *AB* y le falta la región *QR* y otro que tiene duplicada la región *QR* y le falta la *AB*.



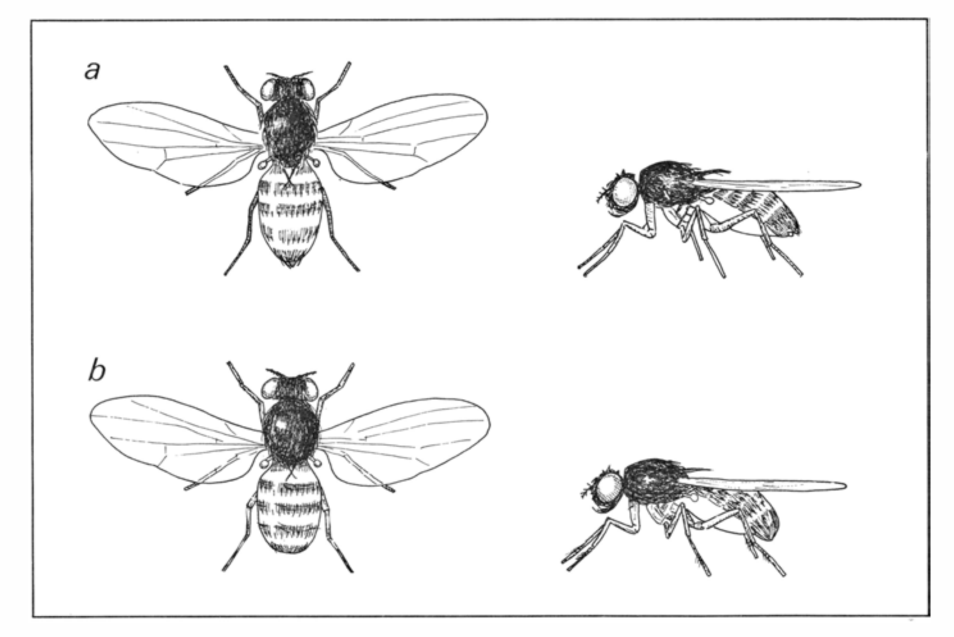
LAS INVERSIONES IMBRICADAS permiten establecer las relaciones filogenéticas entre las ordenaciones cromosómicas a que dan origen. Las ordenaciones *a* y *b* difieren por la inversión del segmento *E-J*; las *b* y *c* por la inversión del segmento *G-M*. Las ordenaciones pudieron darse según las secuencias *a* — *b* — *c*, *c* — *b* — *a* o *a* — *b* —*c*. Pero las secuencias *a* — *c* — *b* o *b* — *c* — *a* no podrán encontrarse.

en una ordenación cromosómica tienden a heredarse juntos, en bloque, respecto a los situados en otra ordenación distinta. Por tanto, el polimorfismo cromosómico por inversión da origen a supergenes.

Los supergenes tienen una importancia evolutiva muy destacada. Si el conjunto de genes que integran un supergen están coadaptados, es decir, determinan una combinación de caracteres eficaz en los individuos que los portan, para la población en que se encuentren será ventajoso que conserven su integridad, y el supergen se verá favorecido por la selección natural. Pero esta ventaja sólo es a plazo más o menos corto, mientras subsistan las condiciones ambientales actuales; si cambian, la estabilidad constituirá una desventaja y será necesaria la recombinación para que se produzcan otras nuevas combinaciones de genes, entre las cuales pueda haber alguna eficaz en las nuevas condiciones. Por tanto, desde el punto de vista evolutivo las inversiones constituyen un mecanismo estabilizador de la adaptación, aunque disminuyen la adaptabilidad, es decir, la flexibilidad adaptativa que permite a las poblaciones adquirir nuevas adaptaciones.

Un segundo aspecto interesante de las inversiones es, que cuando están imbricadas, o parcialmente superpuestas, puede determinarse su filogenia. Verbigracia, si la secuencia originaria de un cromosoma es 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 (ordenación 1) y se produce una inversión que vaya desde 4 hasta 11, la ordenación resultante será 1 2 3 11 10 9 8 7 6 5 4 12 13 14 15 16 (ordenación 2). Si en el mismo cromosoma se produce una nueva inversión que se solape parcialmente con la anterior, que vaya desde 6 hasta 14, resultará una tercera ordenación que será 1 2 3 11 10 9 8 7 14 13 12 4 5 6 15 16 (ordenación 3). Cuando en una especie se encuentran 3 ordenaciones como las anteriores pueden deducirse sus posibles relaciones filogenéticas. Podría pensarse que, tal como se ha presentado el ejemplo, la forma primitiva fuese la 1, de ésta hubiese derivado la 2 y de ésta la 3 (1 — 2 — 3). Si no hay datos indicadores de cuál es la primitiva puede pensarse que sea la 3; entonces la secuencia filogenética sería 3 — 2 — 1. Igualmente, cabría admitir que la primitiva fuese la 2, de lo que se deduciría la filogenia 1 — 2 — 3. Lo que no podría admitirse es una filogenia que pasara directamente de 1 a la 3 o viceversa, p. e., 1 — 3 — 2. Incluso si en una especie se encontraran sólo la 1 y la 3 habría que admitir que la 2 no se había hallado, pero que existía o, por lo menos, que había existido. Cuando en un mismo cromosoma se presentan más de 3 ordenaciones diferentes, con inversiones imbricadas, pueden establecerse filogenias más complejas.

Drosophila subobscura es una especie de amplia distribución geográfica, pues se encuentra en toda Europa, excepto en el extremo norte, es decir en la mayor parte de Finlandia y en los dos tercios septentrionales de la península escandinava. (No se tienen datos de la mayor parte de la Unión Soviética.) En el sur se distribuye por el norte de Africa, más o menos hasta los límites del desierto del Sáhara. Las Islas Canarias constituyen el punto más meridional de su distribución. Su límite occidental se halla en varios archipiélagos del Atlántico, Canarias, Madeira y Azores; más al norte, en las Islas Británicas. Hacia el este, los confines corresponden a Israel, Líbano, la península de Anatolia y norte de Irán; pero se tienen datos más septentrionales de sus límites orientales. En toda esta área es una especie indígena. Es decir, dicha distribución no depende, o depende poco, de su transporte por el hombre, como sí ocurre con otras especies de *Drosophila*. En general, es siempre una especie común, que se captura en abundancia con los métodos habituales. Su abundancia y su amplia distribución hacen de esta especie un material muy adecuado para estudios de genética de poblaciones, en especial los relacionados con la diferenciación y distribución geográfica de las características genéticas de las poblaciones.



DROSOPHILA SUBOBSCURA es una especie europea común, que presenta un gran polimorfismo cromosómico. Constituye la especie de *Drosophila* de mayor aplicación en Europa en los estudios de genética de poblaciones naturales. La hembra (*a*) difiere morfológicamente del macho (*b*) en varios caracteres externos.

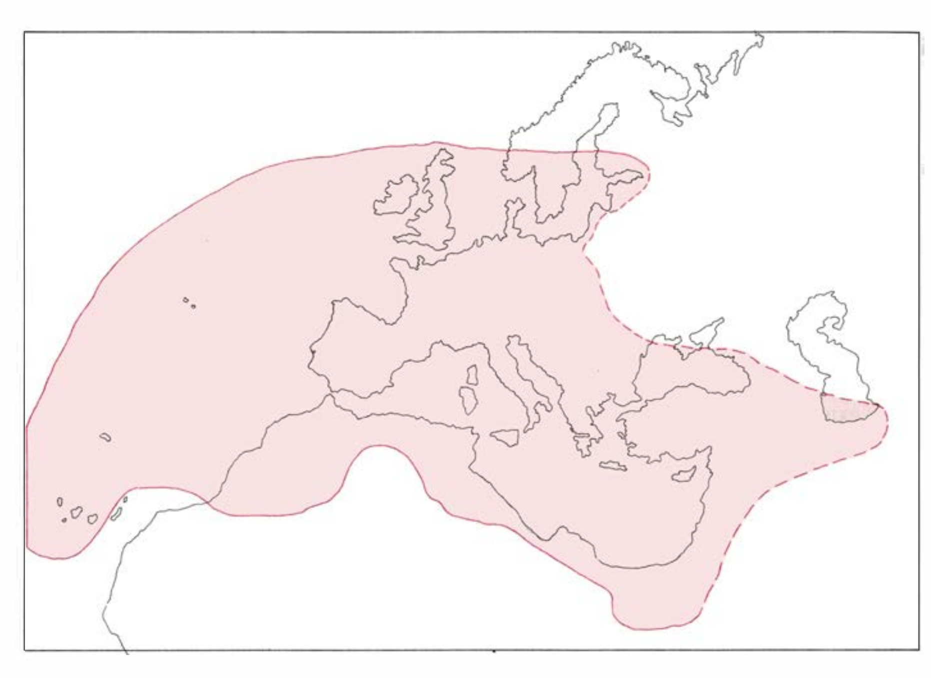
Los Dípteros suelen tener pocos cromosomas, peculiaridad que no favorece la recombinación genética. Se trata de un orden de Insectos en general muy especializados; no es de extrañar, pues, que su sistema genético favorezca la estabilidad. A esto debe añadirse que el tiempo de generación es corto, ya que muchas especies presentan varias generaciones por año; este rasgo también puede favorecer un sistema genético con poca recombinación genética. En el género *Drosophila* la

tendencia a la estabilidad evolutiva está reforzada por la falta de recombinación genética en los machos y, en muchas especies, además, por una reducción en el número de cromosomas respecto al primitivo del género que es de $2n = 12$; así, en *D. melanogaster* $2n = 8$. También son frecuentes las especies con inversiones más o menos abundantes en sus cromosomas, que contribuyen todavía más a mantener bloques de genes sin recombinación, disminuyendo la flexibilidad evolutiva de la población y favoreciendo la conservación de sus propiedades adaptativas.

Drosophila subobscura ha conservado el número primitivo de cromosomas del género $2n = 12$, pero en cambio ha desarrollado uno de los mayores polimorfismos cromosómicos, por inversión, entre los conocidos en el género. Cinco de estos pares de cromosomas son grandes y tienen forma de bastón; el sexto es muy pequeño y puntiforme. Los cromosomas grandes se designan por letras: *A* (que es el cromosoma *X*), *J*, *U*, *E* y *O*.

El grado de polimorfismo, que puede expresarse por el índice de recombinación libre de Carson, no es igual en todas las áreas de distribución de la especie. (El índice de Carson expresa el tanto por ciento de la longitud total de los cromosomas que, por término medio, en los individuos de la población es homozigótico estructural, es decir, presenta la misma ordenación. Los valores altos de este índice indican mayor probabilidad de recombinación.) Especialmente en los límites septentrionales de distribución de la especie el índice de recombinación libre es alto, lo que implica una mayor frecuencia de recombinación. Esto está de acuerdo con una regla establecida por Carson, según la cual las poblaciones marginales de las especies con polimorfismo cromosómico por inversión son menos polimórficas que las centrales. Esta regla es expresión del significado adaptativo del polimorfismo cromosómico. En las poblaciones marginales la especie encuentra condiciones ambientales desfavorables, distintas a menudo de aquellas a las que está adaptada. Por ello, resulta eficaz que su sistema genético tenga allí una mayor flexibilidad, para facilitar la adaptación a dichas condiciones. En cambio, en las poblaciones centrales el ambiente es el típico de la especie, por lo que en ellas es ventajosa la estabilidad evolutiva, por lo menos a corto plazo.

En los límites meridionales de distribución de la especie, la reducción del polimorfismo es mucho menor, pero esto tiene una explicación histórica. Lo mismo cabe decir del límite suroriental. Respecto al límite oriental no se poseen datos y el occidental no es un límite ecológico, sino que está constituido por las costas atlánticas europeas y del norte de Africa.



LA DISTRIBUCION GEOGRAFICA de *Drosophila subobscura* corresponde al área coloreada en rosa en el mapa, desconociéndose su límite oriental. Se trata de un área de complicada fisiografía, con numerosas islas y barreras geográficas, como brazos de mar, cadenas montañosas, etcétera. En ella las condiciones climáticas son muy variadas. Por estas características sus poblaciones resultan muy adecuadas para los estudios de genética evolutiva, es especial, en lo que a los efectos de los factores históricos, en la misma, se refiere.

Los conocimientos sobre el polimorfismo cromosómico de *Drosophila subobscura* son el resultado del trabajo de investigadores de distintos países europeos. El trabajo pionero lo realizó Stumm Zollinger, de Zürich, y posteriormente lo han estudiado en distinta medida Jungen, Götz y Burla, también de Zürich, Sperlich y Kunze-Mühl, de Viena (aunque el primero se encuentra actualmente en Tübingen), Krimbas, de Atenas, Pentos-Daponte, de Tesalónica, Knight, de Edimburgo, Goldschmidt, de Jerusalén, Andjelcovik, de Belgrado, y de Frutos y el autor (Prevosti), de Barcelona.

El polimorfismo cromosómico ha sido extensamente estudiado por Dobzhansky y colaboradores en algunas especies americanas de *Drosophila*. La especie en que primero lo estudiaron y sobre la que se han realizado las investigaciones arquetípicas es *D. pseudoobscura*, distribuida principalmente por Norteamérica. Posteriormente ampliaron su campo de observación a especies tropicales, principalmente *D. willistoni* y especies afines. Sin embargo, el estudio del polimorfismo de *D. subobscura* es interesante porque presenta características diferentes de *D. pseudoobscura*. La especie americana tiene el polimorfismo casi limitado al tercer cromosoma, mientras que en *Drosophila subobscura* se encuentra en los 5 cromosomas grandes, lo cual hace pensar que esta especie se halla en una fase más avanzada de evolución.

Las características fisiográficas del área de distribución de la especie europea plantean cuestiones relacionadas con la distribución geográfica del polimorfismo cromosómico, distintas de la especie americana. La fisiografía del área ocupada por *D. subobscura* es mucho más compleja. Comprende numerosas islas y archipiélagos, que difieren mucho en su tamaño, su distancia al continente y en sus antiguas relaciones con el mismo. Por otra parte, en el área de distribución de *D. subobscura* hay importantes barreras, tanto brazos de mar como cadenas de montañas, que dificultan la migración en sentido latitudinal.

Además, el área ocupada por *D. subobscura* estuvo sometida a importantes cambios climáticos durante los períodos glaciares e interglaciares del cuaternario, e incluso posteriormente. Mientras que en el centro y en el norte de Europa, las poblaciones de *D. subobscura* se fueron expansionando hacia el norte desde la última glaciación, en el norte de Africa, debido a la progresiva desecación ocurrida incluso en período histórico, las poblaciones se hallan en regresión y el límite meridional de distribución de la especie se está desplazando hacia el Norte.

El grado de polimorfismo de cada cromosoma es distinto. El que tiene menos ordenaciones es el *J*, que sólo presenta tres, según se indica en la ilustración de la página siguiente. Tanto en este cromosoma

como en los demás, por convención se denomina *st* (de "standard") la ordenación presente en la cepa llamada Kuschnacht, que es homozigótica para las ordenaciones de todos los cromosomas.

En la mayor parte del área de distribución de la especie, el cromosoma *A* presenta también sólo tres ordenaciones, pero en el norte de Africa ha desarrollado un alto grado de polimorfismo, habiéndose encontrado allí seis más. El grado de diversificación de los cromosomas *E* y *U* es semejante al del *A*; sin ser uniforme, se halla extendido por toda el área de distribución de la especie. El *E* presenta la máxima diversidad en Marruecos y el *U* en el Mediterráneo central (Italia e islas adyacentes). El cromosoma *O* es, con mucho, el más polimórfico, pues presenta más de 20 ordenaciones. Su máxima diversificación se registra en el sur y suroeste de Europa, principalmente en el nordeste de la península ibérica y en la península italiana e islas adyacentes, aunque su diversidad sigue siendo considerable en Grecia, Anatolia y Centroeuropa. Para el conjunto de los cromosomas, la máxima diversidad se encuentra en la zona mediterránea, principalmente en la central y occidental.

Las filogenias de las ordenaciones cromosómicas que se presentan en la ilustración de esta página y la siguiente se han establecido, principalmente, con el criterio antes indicado, basado en las inversiones imbricadas. En el cuadro se indica la distribución geográfica de las principales ordenaciones observadas en las poblaciones de *D. subobscura*. De dicho cuadro se deduce que en el sur de Europa es donde se encuentra la máxima diversidad de inversiones. Por contra, suelen faltar en los límites de la distribución de la especie y en las áreas aisladas. Ello ocurre frecuentemente en Escocia, norte de Europa, norte de Africa en el límite sudoriental de distribución de la especie, Irán, Anatolia e Israel, en el límite sudoccidental, Islas Canarias y Madeira y, también, en Cerdeña y Sicilia, a pesar de estar situadas en una zona céntrica de la distribución de la especie.

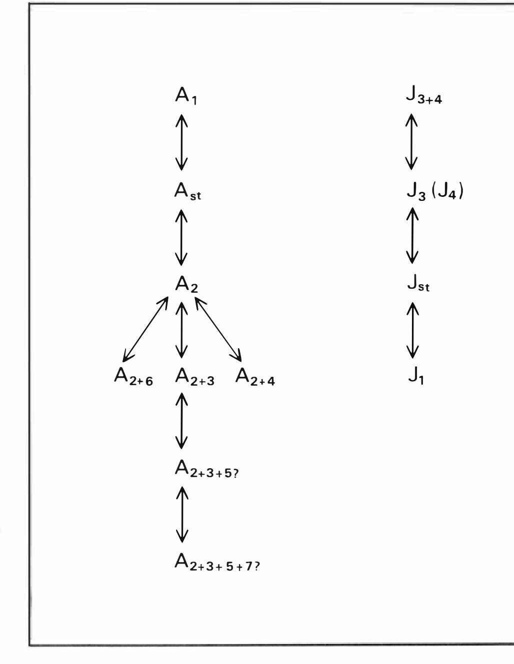
Si las inversiones se originan a causa de un suceso que tiene una probabilidad muy pequeña de repetirse y, además, bloquean la recombinación genética, cabe esperar que las ordenaciones resultantes tengan una composición genética característica. Con el transcurso del tiempo, por acúmulo de nuevas mutaciones, los cromosomas de la misma ordenación podrían ir diferenciándose en poblaciones distintas. Igualmente, por recombinaciones poco frecuentes, podrían ir disminuyendo las diferencias entre ordenaciones distintas. En estos procesos podría intervenir la selección, favoreciendo la diferenciación de ordenaciones idénticas en poblaciones diferentes y de diversas ordenaciones entre sí. El grado de diferenciación dependería de la intensidad de la selección y de la frecuencia de la recombinación.

En *Drosophila pseudoobscura*, Dobzhansky y colaboradores obtuvieron una serie de resultados que, indirectamente, demostraban que las ordenaciones del tercer cromosoma de esta especie están diferenciadas genéticamente. La existencia de clinas en la frecuencia de dichas ordenaciones paralelas a la variación de factores climáticos importantes, la variación estacional regular en algunas de dichas ordenaciones y los resultados del estudio de cajas de poblaciones constituyen las principales pruebas en este sentido.

Más recientemente, gracias sobre todo a los trabajos de Prakash, se ha demostrado que varios aloenzimas presentan alelos asociados a determinadas ordenaciones cromosómicas o filadas de ordenaciones. Esto constituye una prueba directa de diferenciación, pero no demuestran necesariamente que estas diferencias tengan importancia para el significado adaptativo de las ordenaciones. En tanto no se resuelva el problema de si la variabilidad en los sistemas de aloenzimas es neutra o adaptativa, la interpretación de estas asociaciones seguirá siendo una cuestión abierta.

En *Drosophila subobscura* los datos que apoyan su significado adaptativo son menos numerosos. En otro orden, según los datos obtenidos, la asociación entre alelos de los sistemas aloenzimáticos y las ordenaciones cromosómicas es poco frecuente. El caso más claro es la asociación de la ordenación O_{3+4} (situada en el extremo del cromosoma *O*) y las derivadas de ella con el alelo 1,00 de la leucinoaminopeptidasa y el 0,4 de otra peptidasa, y de los alelos, 1,11 y 1,00 respectivamente de dichas aloenzimas con la ordenación O_{st}. De la región O_{3+4}, sólo se ha analizado otro sistema de aloenzimas, una fosfatasa ácida, que según Krimbas también presenta asociación en algunas poblaciones. La asociación con las dos peptidasas es, en cambio, universal. Ha sido comprobada por Charlesworth y Loukas en poblaciones británicas, por Krimbas en poblaciones griegas y por García y Prevosti, en poblaciones ibéricas, francesas y belgas.

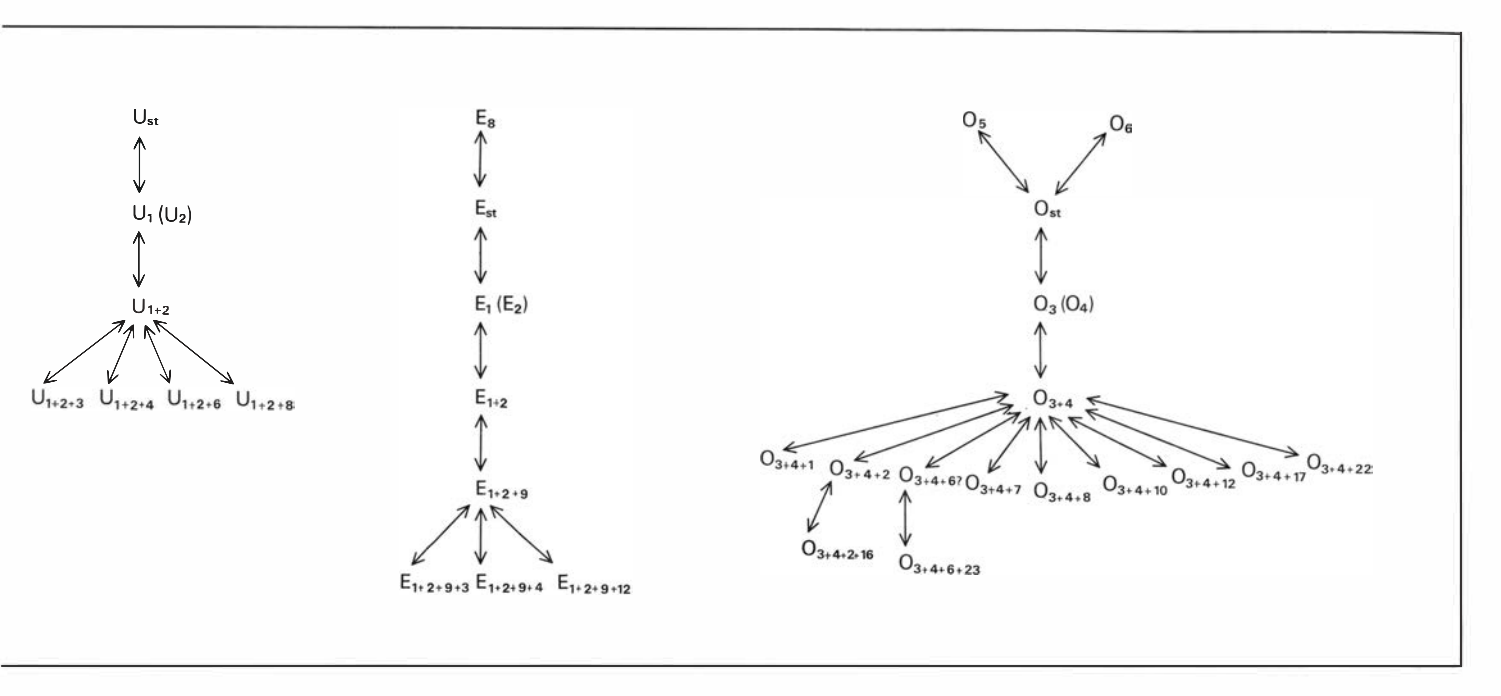
Parece, por tanto, que esta región está diferenciada genéticamente en la filada de ordenaciones que tienen O_{3+4}, respecto a las que tienen O_{st}. En el otro extremo del cromosoma *O*, en la región donde se encuentra O_7, existe asociación entre un



FILOGENIAS de las ordenaciones cromosómicas de *Drosophila subobscura*, que pueden obtenerse por el método descrito en la ilustración de la página 94. Los cinco cromosomas grandes de esta especie (*A, J, U, E, O*) son polimórficos, aunque el número de or-

alelo (el 1,00) de la esterasa-5 y la ordenación O_7, mientras que O_{st} está asociado con 0,91. Esta ordenación no se encuentra en las áreas estudiadas por otros autores, pero en las poblaciones ibéricas en las que suele darse la asociación no es universal. El segmento de cromosoma invertido que diferencia a O_7 de O_{st} es relativamente largo, por lo que parece bastante probable la existencia de dobles recombinantes entre ellos. Esto puede explicar que la diferenciación sea menos universal en este segmento que en la región O_{3+4}. Esta ordenación se diferencia de O_{st} por dos inversiones cortas imbricadas, que hacen muy poco probable, sino imposible, la existencia de dobles recombinantes entre ellos. No pueden considerarse definitivos los resultados negativos, obtenidos en la mayor parte de sistemas aloenzimáticos, al estudiar la asociación. En todos los casos sólo se han utilizado las técnicas de electroforesis clásicas para distinguir los alelos de las aloenzimas, por lo que es probable que en muchas ocasiones tomen como un solo alelo lo que en realidad son varios, enmascarando, por tanto, la asociación.

A partir de los trabajos, ya clásicos, de Dobzhansky y su escuela sobre especies americanas de *Drosophila* suele aceptarse que el polimorfismo cromosómico es adaptativo. Esta conclusión se basa en varias clases de datos. Por una parte, en la observación de las poblaciones naturales, en las cuales se comprueban variaciones



denaciones existentes difiere bastante de uno a otro. Cada inversión respecto a la ordenación que se ha tomado (arbitrariamente) como "standard" se denomina con un número que se escribe como subíndice de la letra con que se reconoce el cromosoma que la presenta. Así J_1 significa una ordenación del cromosoma *J* que difiere de la J_{st} (standard), por una sola inversión denominada 1, y $E_{1+2+9+12}$ corresponde a una ordenación que difiere de E_{st} por cuatro inversiones, las 1, 2, 9 y 12. Al lado de alguna ordenaciones se indica otra entre paréntesis, indicando que hay dudas sobre cuál de las dos debe ocupar el lugar correspondiente. Los signos de interrogación significan que la última inversión del subíndice no está imbricada sino que es independiente.

de las frecuencias de las ordenaciones cromosómicas paralelas a las de factores ambientales importantes. Así, en la distribución geográfica de las ordenaciones se observan clinas paralelas a estos factores y, a lo largo del año, variaciones paralelas a los cambios estacionales. Por otra parte, los resultados experimentales obtenidos en cajas de poblaciones concuerdan con las observaciones en las poblaciones naturales.

En *D. subobscura*, la situación respecto al significado adaptativo de su polimorfismo cromosómico es más compleja. El cumplimiento de la regla de Carson indica que dicho polimorfismo es adaptativo. Pero las pruebas más fuertes en este sentido se refieren a la existencia de clinas. En general, todas las ordenaciones standard presentan altas frecuencias en el norte de Europa y van disminuyendo hacia el sur, mientras que diversas ordenaciones complejas (que difieren de las standard por varias inversiones) presentan una variación inversa. A diferencia de lo comprobado en *D. pseudoobscura*, en *D. subobscura* no se han observado diferencias estacionales claras por lo que respecta a las frecuencias de las ordenaciones cromosómicas. Tampoco los resultados obtenidos durante el estudio de cajas de poblaciones son tan espectaculares como en la especie americana. Parece que el polimorfismo de la especie europea se encuentra en una fase más avanzada de su desarrollo evolutivo y, por tanto, también de complejidad, pues se presenta en todos los cromosomas grandes. Según Krimbas el polimorfismo de esta especie correspondería al tipo estable de Dobzhansky, pues no parece estar afectado por factores climáticos importantes, tales como la temperatura o la humedad. Se diría que la complejidad del polimorfismo de esta especie hubiese dado lugar a un sistema tamponado frente a las variables ambientales. En relación con el significado adaptativo del polimorfismo cromosómico de *D. subobscura* puede citarse, en cambio, un hecho no observado en otras especies. Datos, todavía no publicados (Prevosti y de Frutos, en preparación) indican que las moscas portadoras de la ordenación U_{st}, en las poblaciones próximas a Barcelona, se encuentran preferentemente en actividad a primeras horas de la mañana.

En relación con esta interpretación adaptativa se plantea la cuestión del mecanismo que conserva el polimorfismo cromosómico. Dobzhansky ha demostrado que, cuando se fundan cajas de poblaciones con distintas frecuencias iniciales de las ordenaciones del tercer cromosoma de *D. pseudoobscura*, dichas frecuencias evolucionan hacia un valor de equilibrio. Como es sabido, la interpretación clásica de estos resultados es que este equilibrio, que conserva el polimorfismo, depende de que los individuos heterozigotos por las ordenaciones superan, en eficacia biológica, a los homozigotos.

La superioridad de los heterozigotos como única explicación del mantenimiento del polimorfismo cromosómico se ha puesto recientemente en tela de juicio. No hay datos que permitan afirmar que sea la única explicación posible. Hay otras interpretaciones alternativas igualmente coherentes, como que los coeficientes de selección a que están sometidas las frecuencias génicas sean variables. Las variaciones de dichos coeficientes en el tiempo y el espacio pueden explicar la conservación del polimorfismo en las poblaciones naturales. Los cambios cíclicos observados en el tercer cromosoma de *D. pseudoobscura* pueden constituir un factor de la conservación de su polimorfismo. Las diferencias en los coeficientes de selección en distintas áreas geográficas, combinadas con la migración, pueden también contribuir a dicha conservación. En cambio, estos factores no pueden tener influencia en la conservación del polimorfismo en las cajas de poblaciones, aisladas y sometidas a un ambiente constante. En este caso pueden ser importantes los coeficientes de selección dependientes de las frecuencias génicas. Wright y Dobzhansky, en su clásico trabajo sobre el polimorfismo cromosómico de *D. pseudoobscura* en cajas de poblaciones, presentaron esta posibilidad como una alternativa a la superioridad de los heterozigotos. En este modelo, la eficacia biológica de una ordenación aumenta a medida que su frecuencia disminuye y, en los casos en que se llega a un equilibrio,

EXTENSION DE LA DISTRIBUCION GEOGRAFICA	ORDENACION Y AREAS DONDE SE HA OBSERVADO
UNIVERSALES	J_1 y U_{1+2}
CASI UNIVERSALES	A_2: Toda el área, excepto Escocia J_{st}: Toda el área, excepto oasis tunecino de Gabes y algunas poblaciones canarias E_{st}: Toda el área, excepto Etna (Sicilia), Tabarka (Túnez) y Guía (Canarias) E_{1+2}: Toda el área, excepto algunas poblaciones del N. de Europa, Oranim (Israel), Hierro (Canarias) y Coruña (España) O_{3+4}: Toda el área, excepto Dröbak (Noruega), oasis de Gabes y Tabarka (Túnez)
AMPLIAMENTE DISTRIBUIDAS	A_1: Toda el área, excepto Escocia, Túnez, Huelva (España), Etna (Sicilia) U_{1+2+8}: Toda el área, excepto N. de Europa, algunas poblaciones del N. del Irán, Israel E_{1+2+9}: Toda el área, excepto N. de Europa, Fruska-Gora (Yugoslavia), algunas poblaciones de Túnez, Hierro (Canarias) $E_{1+2+9+12}$: Toda el área, excepto algunas poblaciones del N. de Europa, Fruska-Gora (Yugoslavia), Tesalónica (Grecia), algunas poblaciones del N. del Irán O_{st}: Toda el área, excepto N. del Irán, Israel, casi todas las poblaciones canarias, algunas poblaciones de Túnez, Cerdeña y Sicilia
MEDIANAMENTE DISTRIBUIDAS	U_{st}: Norte de Europa, excepto algunas poblaciones del Mediterráneo central E_8: Europa central y meridional y Próximo Oriente O_{3+4+1}: Europa central y meridional, Anatolia, Israel O_{3+4+2}: Europa central y meridional y Próximo Oriente
AREA LIMITADA	A_{2+4}: Norte de Africa A_{2+6}: Norte de Africa. $A_{2+3+5+7}$: Norte de Africa J_{3+4}: Mediterráneo oriental U_{1+2+6}: Mediterráneo central y occidental, Viena, Zürich U_{1+2+7}: Mediterráneo oriental y esporádicamente central $E_{1+2+9+3}$: Mediterráneo occidental y central, algunas poblaciones europeas, Canarias y Madeira $E_{1+2+9+4}$: Norte de Africa, Cerdeña y Sicilia O_{3+4+8}: Norte de Africa, Mediterráneo central y occidental O_{3+4+7}: Península Ibérica, Marruecos, Sur de Francia y Anatolia O_5: Norte de Europa O_{3+4+6}: Mediterráneo central y Norte de Anatolia O_{3+4+22}: Mediterráneo $O_{3+4+2+16}$: Gran Bretaña y alguna población del Mediterráneo occidental y central $O_{3+4+23+16}$: Túnez y Cerdeña

PRINCIPALES ORDENACIONES CROMOSOMICAS de *Drosophila subobscura*, **así como su área de distribución. En el género** *Drosophila* **la tendencia a la estabilidad evolutiva está reforzada por la falta de recombinación genética de los machos y, en muchas especies, además, por una reducción en el número de cromosomas respecto al primitivo del género, que es de $2n = 12$; así, en** *Drosophila melanogaster*, **o mosca del vinagre, $2n$ vale 8. También son frecuentes las especies con inversiones más o menos abundantes en sus cromosomas, que contribuyen todavía más a mantener bloques de genes sin recombinación, disminuyendo la flexibilidad evolutiva de la población y favoreciendo la conservación de sus propiedades adaptativas.** *Drosophila subobscura* **ha conservado el número primitivo de cromosomas del género ($2n = 13$), pero en cambio ha desarrollado uno de los mayores polimorfismos cromosómicos, por inversión, entre los del género.**

las eficacias biológicas de las ordenaciones terminan por igualarse.

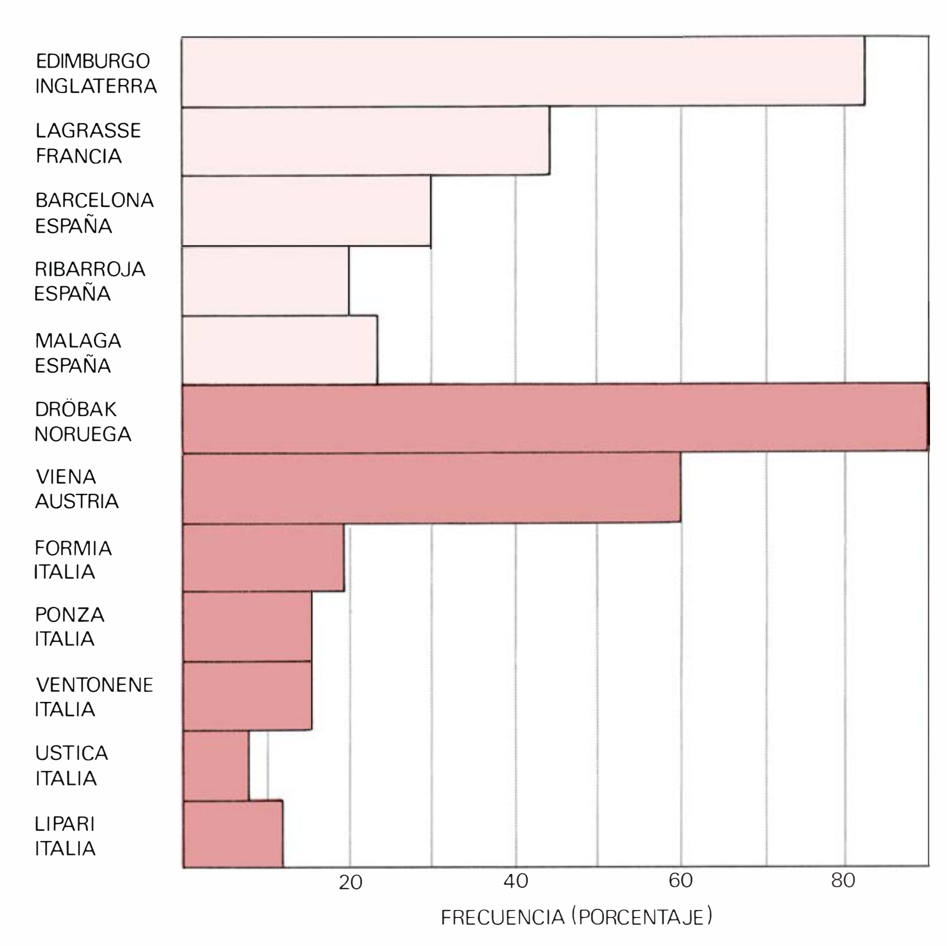
El significado de las asociaciones entre alelos de aloenzimas y ordenaciones cromosómicas depende de cuál sea la causa de la variabilidad en los sistemas de aloenzimas en general. Esta cuestión está todavía abierta y no se atisban vías de próxima solución. No obstante, las asociaciones antes citadas pueden discutirse desde este punto de vista. Que las ordenaciones cromosómicas de *D. subobscura* tengan un valor adaptativo, como parece casi indudable, y que la mayoría de los sistemas de aloenzimas estudiados no presenten realmente asociación con dichas ordenaciones, parece apoyar la hipótesis neutralista de la variabilidad en las proteínas. Aceptar que la variabilidad enzimática sea adaptativa sólo podría compaginarse con el valor adaptativo de las ordenaciones, si se tratara de dos sistemas independientes de adaptación. Por ejemplo, que la variabilidad enzimática resultara de las características adaptativas generales de la especie y el polimorfismo cromosómico de una adaptación a factores locales. Lo cual sería compatible con la escasa diferenciación geográfica del polimorfismo enzimático y la considerable variación geográfica que presente el cromosómico.

En los casos de asociación, como los observados en las ordenaciones O_{3+4} y O_{st} caben dos explicaciones. Puede ser que dichos alelos tengan un valor adaptativo relacionado con el del supergen del que forman parte y, por tanto, que la asociación esté mantenida por selección. La segunda alternativa es que la recombinación genética entre las dos ordenaciones esté totalmente, o casi, bloqueada, y que la diferencia se deba al origen de las ordenaciones. Al formarse una nueva ordenación, ésta debe contener un alelo de cada uno de sus loci. Por tanto, de no producirse recombinación con las demás ordenaciones, mientras no ocurran mutaciones adicionales la nueva ordenación poseerá sólo el alelo inicial de cada locus. En cambio, los genes de la ordenación primitiva, de la cual procede la nueva, deben presentar una variabilidad antigua, con los diversos alelos propios de la especie. Transcurrido cierto tiempo desde la aparición de la nueva inversión, la situación previsible es encontrar una ordenación, que sea la primitiva con una variabilidad mayor en sus distintos loci, y otra, la nueva, con menor variabilidad, sobre todo por presentar un alelo inicial con frecuencia especialmente alta.

Las gráficas de la ilustración de la página 100, en la que se representan las distribuciones de los alelos de los sistemas LAP y PT en las filadas de O_{3+4} y de O_{st}

están bastante de acuerdo con esta previsión. Mientras que en ambos sistemas las frecuencias de los dos alelos más frecuentes no son muy distintos en O_{st}, en O_{3+4} uno de ellos es mucho más frecuente. De acuerdo con esta interpretación, O_{3+4} sería la ordenación nueva y O_{st} la antigua. Esta situación es coherente con la interpretación de que las diferencias en las LAP y PT, entre O_{3+4} y O_{st}, se deben a la diferenciación inicial, mantenida por una escasa probabilidad de recombinación entre las ordenaciones. Como se dijo más arriba, la ordenación O_{3+4} difiere de O_{st} por dos inversiones imbricadas bastante cortas que deben bloquear muy eficazmente la recombinación entre ellas. Esta interpretación indica que las diferencias en las LAP y PT, entre O_{st} y O_{3+4}, se habrían producido al azar. No obstante, ello es igualmente compatible con la teoría neutralista y con la seleccionista, que considera que la variabilidad en las proteínas es la expresión de las características adaptativas generales de la especie.

D. subobscura presenta un área de distribución muy adecuada para estudiar los efectos de los factores históricos sobre la evolución de sus poblaciones. Dicha área presenta gran complicación fisiográfica. Al analizar la distribución geográfica de sus ordenaciones cromosómicas resulta patente que, no sólo los factores adaptativos, sino también los factores históricos han contribuido a moldearla. Además, el polimorfismo cromosómico por inversión es un carácter que debe ser especialmente sensible a los factores históricos y, por tanto, adecuado para estudiar su efecto. Al tener las ordenaciones cromosómicas un origen único, deben distribuirse desde el lugar en que aparecieron; por ello, es lógico que las características y posición de dicho lugar, así como las barreras que encontraron en su camino, al dispersarse, hayan tenido importancia en su distribución.



CLINAS son variaciones graduales de un carácter biológico en una dirección geográfica constante. Las frecuencias de muchas ordenaciones cromosómicas de *Drosophila subobscura* varían gradualmente, formando una clina en dirección Norte-Sur. En la figura se representan las frecuencias de la ordenación J_{st} en poblaciones, ordenadas de Norte a Sur, de Europa occidental y de Europa Central. Las clinas donde un carácter varía paralelamente a factores del ambiente, como las clinas latitudinales aquí presentadas, se consideran adaptativas en relación con dichos factores ambientales (en el presente caso, la temperatura).

Atendiendo a los factores históricos, puede pensarse que las ordenaciones con una distribución universal dentro del área que ocupa la especie deben ser antiguas, aunque esto no significa que sean necesariamente las más primitivas. La distribución de una ordenación desde el punto en que se originó ha de ser lenta, según se desprende de la escasa capacidad migratoria de *D. subobscura*. Por otra parte, estas ordenaciones deben poseer unas propiedades adaptativas que les permitan mantenerse en las condiciones ambientales de las variadas áreas que ocupan. Al ser antiguas han dispuesto de suficiente tiempo para que su contenido genético se haya diferenciado en distintas condiciones ambientales. También es posible que dicho contenido genético dé un fenotipo adaptable en general a toda el área de distribución de la especie. Como se ha dicho antes, en el único caso en que se ha comprobado una clara diferenciación genética entre ordenaciones cromosómicas, entre O_{3+4} y O_{st}, las diferencias son las mismas en todas las poblaciones estudiadas.

Si bien las clinas latitudinales se interpretan como adaptativas, en *D. subobscura* se observan también clinas E–W y clinas radiales que, probablemente, encierran un significado histórico. Como ejemplo de clina E–W está A_1, que presenta su máxima frecuencia en el norte de Irán, donde llega incluso a frecuencias del 100 por ciento, y va disminuyendo hacia el Oeste hasta las Azores; decrece también en dirección NW. La alta frecuencia de esta ordenación en el norte de Irán implica que debió originarse en esta región o cerca de ella, desde la que se dispersó por todo el resto de su área de distribución. Su alta frecuencia en el norte de Irán puede explicarse por haber substituido a las ordenaciones más antiguas, lo cual significaría que allí es más eficaz que éstas; también cabe que se originara en un área próxima, antes de que la especie hubiese llegado al norte de Irán y que los emigrantes que colonizaron esa región iraní portaran predominantemente dicha ordenación.

Claros ejemplos de distribución radial se encuentran en la península ibérica. Varias ordenaciones de los cromosomas *A*, *U* y *O* presentan una distribución radial desde el NE., en Cataluña, hacia el interior de la península. Así, para el cromosoma *A*, A_{st} disminuye y A_2 aumenta desde las poblaciones del Pirineo oriental; igualmente U_{st} y U_{1+2} disminuyen y U_{1+2+8} aumenta, disminuyendo O_{st} y O_{3+4} y aumentando considerablemente O_{3+4+7}. Estas distribuciones radiales no pueden tener un significado adaptativo. No parece que exista ningún factor adaptativo que varíe paralelamente desde Cataluña a La Coruña, a Huelva y a Málaga. Por el hecho de afectar simultáneamente a tres cromosomas parece que debe existir una causa común y que ésta tiene que ser

histórica. Es posible que en la última glaciación, la península ibérica quedara aislada, al Norte, por la barrera pirenaica, y que las ordenaciones A_2, U_{1+2+8} y O_{3+4+7} fueran entonces las predominantes en toda la península y quizás en otras áreas del Mediterráneo. Esto último lo corrobora el hecho de que hoy A_2 es también muy frecuente en el Mediterráneo central, especialmente en sus grandes islas, pues llega al 100 por ciento en Etna (Sicilia) y al 90 por ciento en las poblaciones de Cerdeña. U_{1+2+8} presenta también frecuencias que alcanzan el 90 por ciento en estas islas y en la península italiana y en Túnez es la ordenación predominante del cromosoma *U*. O_{3+4+7} presenta frecuencias considerables en Anatolia. En el período postglaciar, al quedar de nuevo libre para la especie el paso por los Pirineos, las ordenaciones predominantes en las poblaciones más septentrionales pudieron penetrar en la península ibérica, principalmente por la parte oriental, por donde el paso es más fácil, avanzando gradualmente y determinando la formación de las clinas radiales.

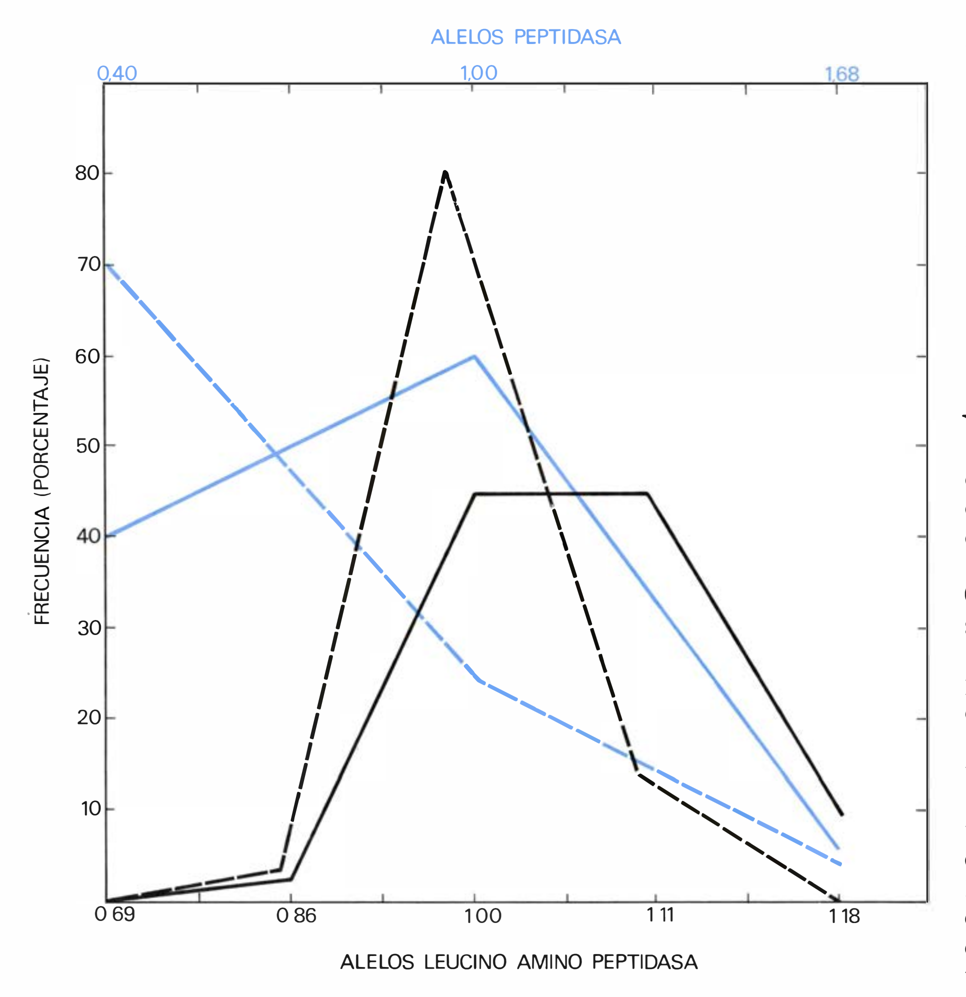
Las características generales de la distribución geográfica de las ordenaciones cromosómicas han sido estudiadas por Alonso, Ocaña y Prevosti, y se deducen de la ilustración de la página 102, en la que se representan las poblaciones examinadas utilizando el análisis factorial de correspondencias. Se comprueba la existencia de un área central, en la que se encuentran las poblaciones de las penínsulas mediterráneas, (ibérica, italiana, griega y de Anatolia) y tres zonas diferenciadas que corresponden al norte de Africa, Europa no mediterránea e Israel. En el norte de Africa la máxima diferenciación se encuentra en Túnez, mientras que las poblaciones de Marruecos se diferencian menos de las del área central, lo cual probablemente refleja que están separadas de la península ibérica sólo por el estrecho de Gibraltar. En el extremo del brazo europeo se encuentran las dos poblaciones escandinavas estudiadas, luego se sitúan las centroeuropeas y en la base del brazo se hallan Fruska Gora (Yugoslavia), Carasco (norte de Italia), Lagrasse y Montpellier (ambas del sur de Francia). En este brazo llama la atención la posición de las poblaciones escocesas, que se sitúan más cerca de las del área central que las centroeuropeas. Esta parece ser tendencia general de las poblaciones aisladas, pues las del norte de Irán se sitúan totalmente entre las centrales y las de Canarias y Madeira también junto a ellas.

El análisis factorial de correspondencia da una buena idea general de la distribución del polimorfismo cromosómico de *D. subobscura*, pero deforma algunos detalles del mismo. Para perfilar algunos puntos puede utilizarse la distancia genética

$$D = \frac{1}{2r} \sum_{j=1}^{r} \sum_{k=1}^{sj} (P_{1jk} - P_{2jk})$$

en la cual *r* es el número de cromosomas considerados, P_{1jk} la frecuencia de la ordenación cromosómica *k* del cromosoma *j* en la primera población y P_{2jk} el valor correspondiente en la segunda población.

Utilizando las distancias genéticas se ponen claramente de manifiesto los efectos de las barreras geográficas, tales como los brazos de mar (Canal de la Mancha, estrecho de Gibraltar, Dardanelos, Bósforo, etcétera) y cadenas montañosas (Pirineos). Como ejemplo de lo que se observa, en el cuadro inferior de la página 101 se dan las distancias genéticas entre poblaciones de ambos lados del estrecho de Gibraltar y de las regiones próximas al mismo. Para cada comparación se dan tres cifras. La superior corresponde a la distancia genética, la intermedia a la distancia en kilómetros entre poblaciones comparadas y la inferior es el cociente de la primera multiplicada por 1000 y dividida por la segunda. Por tanto, esta última es una medida relativa, que expresa la distancia genética por kilómetro. Se observa que la distancia genética entre la población de Tánger, en la costa africana del estrecho, y las de Málaga y Huelva, en la española, es entre dos y tres veces mayor que entre poblaciones separadas por distancias geográficas similares, pero ambas en el mismo lado del estrecho (véanse las distancias Málaga–Huelva, Asni–Agadir, Asni–Essaouira y Essaouira–Agadir). Los



LOS ALELOS de una leucino amino peptidasa y de una peptidasa presentan asociación con las ordenaciones del cromosoma *O*, en el cual están situados los genes que las controlan. En las gráficas de frecuencias de dichos alelos se observa que en la ordenación O_{3+4} *(curvas en color)* se encuentra un alelo con frecuencia muy alta, el 1,00 de la leucino amino peptidasa *(rayas continuas)* y el 0,69 de la peptidasa *(rayas discretas)*. En O_{St} *(curvas en negro)* las frecuencias de los distintos alelos son más parecidas. Esta situación puede significar que O_{St} es la ordenación más antigua y que, a partir de ella, se originó O_{3+4}. Al constituirse O_{3+4} debía contener un alelo, precisamente el que todavía presenta frecuencia muy alta en ella. La explicación de que se conserve esta alta frecuencia quizas estribe en que el intercambio de genes entre O_{St} y O_{3+4} no sea posible o tenga una probabilidad muy pequeña; a consecuencia de esto la variabilidad existente en la ordenación más reciente sólo puede haberse originado por nuevas mutuaciones o por los intercambios, si existen, con la ordenación antigua. (La frecuencia, en porcentajes, aparece en ordenadas.)

altos valores de la distancia genética por kilómetro, entre las poblaciones separadas por el estrecho, también indican una discontinuidad en la distribución de las ordenaciones cromosómicas. Al comparar poblaciones más distantes, el efecto del estrecho queda en parte enmascarado, debido a que se promedian este efecto y el de la distancia continental que las separa. No obstante, compárense las distancias Tánger–Valencia y Málaga o Huelva-Asni, Essaouira o Agadir por una parte, con Málaga o Huelva-Valencia y Tánger-Asni, Essaouira o Agadir por otra. Las distancias genéticas entre poblaciones de distintos lados del estrecho son casi dobles que las otras.

En el efecto de las barreras incide la superficie del área receptora. Cuando separan áreas continentales o islas grandes el efecto es mucho mayor que si se trata de pequeñas islas. Esto es especialmente claro en la región mediterránea. Además de la gran diferenciación que existe entre el norte de Africa y el sur de Europa, se observa que las islas grandes como Sicilia, Cerdeña y Córcega están muy diferenciadas, mientras que las pequeñas, como Ibiza, Ponza, Ventonene, Lipari, etcétera, se diferencian muy poco de las poblaciones continentales o de las islas grandes próximas. Esto puede explicarse porque, a igual grado de aislamiento, es decir, a igual probabilidad de llegada de emigrantes, el coeficiente de migración (la fracción de individuos reproductores en una población que han nacido en otras) resulta menor cuando la población receptora es grande que cuando es pequeña.

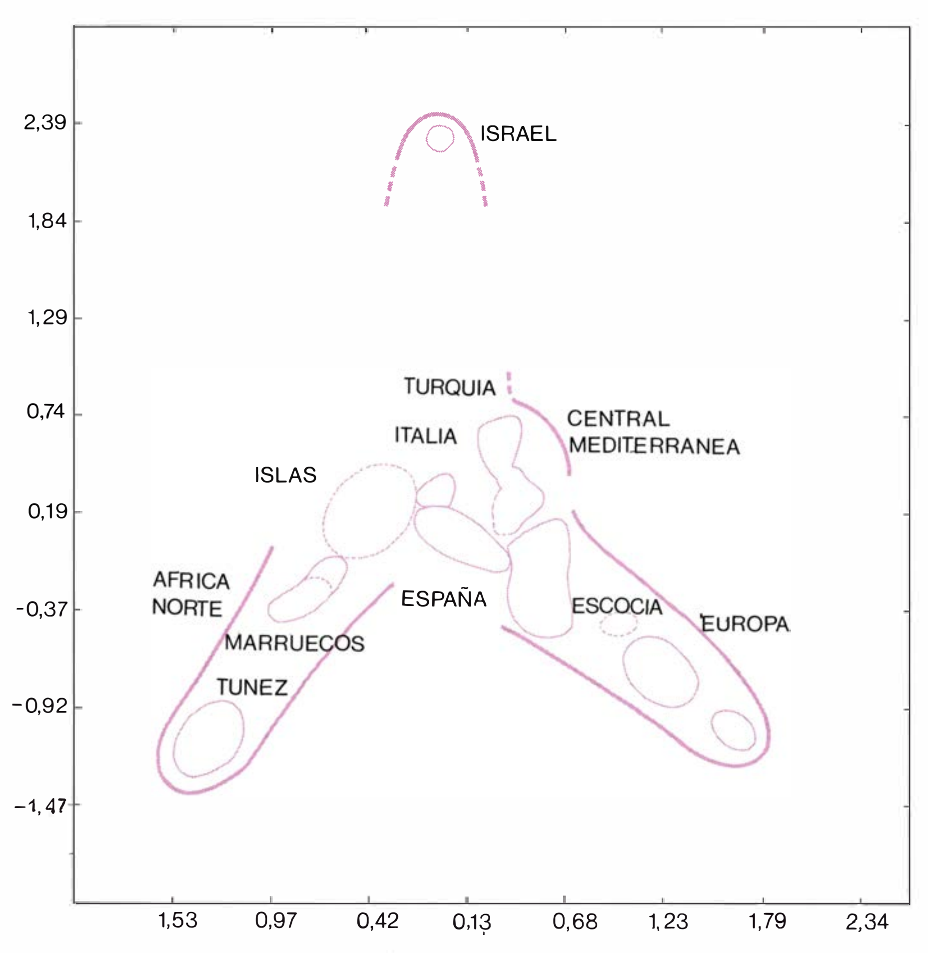
La complejidad y el desarrollo del polimorfismo cromosómico de *Drosophila subobscura* indican que es más antiguo que el de otras especies, como *D. pseudoobscura*. Las características de su distribución geográfica hacen pensar en la posibilidad de que se iniciara incluso antes de la última glaciación, la glaciación del Würm, hace unos 60.000 o 70.000 años. La distribución disjunta de O_{3+4+7}, con altas frecuencias en Anatolia y la península ibérica, es comparable a la que presentan especies cuya distribución se vio afectada por dicha glaciación. Además, la falta de esta ordenación en el resto del Mediterráneo europeo y su presencia en el norte de Africa e Israel indican una antigua distribución que conectaba por el sur las dos áreas en las que abunda actualmente. La falta de conexión por el norte indica un período durante el cual allí debieron existir barreras que impidieron su paso, lo cual sugiere que dicho período hubó de corresponder a una glaciación. Igualmente, la distribución radial de va-

	IRL	IDE
DRÖBAK (NORUEGA)	94,3	1,03
HERIOT (ESCOCIA)	95,0	0,80
RASHT I + II (IRAN)	94,1	1,22
HIERRO (CANARIAS)	93,3	
LAS MERCEDES, TENERIFE (CANARIAS)	91,7	0,68
OASIS GABES (TUNEZ)	88,7	1,34
AGADIR (MARRUECOS)	86,9	1,56
FONTAINEBLEAU (FRANCIA)	85,8	1,77
ORANIM (ISRAEL)	85,4	2,05
VIENA (AUSTRIA)	84,8	1,63
TANGER (MARRUECOS)	82,7	1,44
MONTPELLIER (FRANCIA)	81,8	
BARCELONA (ESPAÑA)	79,8	1,59
VALENCIA (ESPAÑA)	79,4	
PINDOS (GRECIA)	79,2	
FORMIA (ITALIA)	78,2	1,44
FRUSKA GORA (YUGOSLAVIA)	77,2	
SILIFKE (ANATOLIA)	76,9	1,75
TESALONICA (GRECIA)	74,1	1,73

VALORES DEL INDICE DE RECOMBINACION LIBRE (*IRL*); indican el tanto por ciento del genoma que puede recombinarse libremente en la meiosis, por no presentar inversiones en combinación heterozigótica. En general, en las poblaciones de la periferia del área de distribución de la especie, este índice es más alto que en los centrales. La mayor recombinación favorece probablemente la adaptabilidad que necesitan las poblaciones periféricas para subsistir en condiciones ambientales que están en el límite de las toleradas por la especie. El índice de diversidad evolutiva (que en la figura se abrevia por *IDE*) expresa el grado de diversificación alcanzado por el polimorfismo cromosómico en una población, medido por el número de ordenaciones diferentes que presenta y por el número de inversiones en que difieren la ordenaciones.

	VALENCIA	MALAGA	HUELVA	TANGER	ASNI	ESSAOUIRA
MALAGA	0,187 465 0,402					
HUELVA	0,202 612 0,330	0,104 228 0,456				
TANGER	0,314 625 0,502	0,285 160 1,781	0,296 193 1,534			
ASNI		0,425 720 0,590	0,415 680 0,610	0,209 550 0,380		
ESSAOUIRA		0,392 810 0,483	0,383 720 0,532	0,215 650 0,331	0,123 189 0,650	
AGADIR		0,443 900 0,492	0,428 825 0,518	0,228 750 0,304	0,064 182 0,351	0,133 135 0,992

DIFERENCIAS EN EL POLIMORFISMO CROMOSOMICO; se acentúan cuando las poblaciones están separadas por barreras geográficas. Esto indica que el aislamiento y los factores históricos en general influyen mucho sobre este polimorfismo. En el cuadro se comparan poblaciones marroquíes y españolas.



EL ANALISIS FACTORIAL DE CORRESPONDENCIAS permite una representación gráfica de las afinidades entre grupos, basadas en diversos atributos de los mismos. En esta figura los grupos, que son poblaciones de *Drosophila subobscura*, están representados por puntos y los atributos utilizados son las frecuencias de las distintas ordenaciones cromosómicas en cada población. Las distancias entre los puntos indican el grado de semejanza que se ha comprobado existen entre las distintas poblaciones que representan.

rias ordenaciones en la península ibérica no puede tener una explicación adaptativa. Las condiciones climáticas del NW de España (clima fresco y húmedo) son totalmente diferentes de las del Sur (clima seco y cálido). Por tanto, dicha distribución debe tener una explicación histórica. De dicha explicación se presentan dos alternativas: el polimorfismo de *D. subobscura* es reciente en esta área, o en ella existe un contacto reciente entre poblaciones que estaban aisladas. La primera explicación se halla en absoluto desacuerdo con la complejidad y distribución del polimorfismo de la especie en general. En cambio, la segunda se explica por la existencia de un fenómeno conocido, la glaciación de Würm. Parece lo más probable que *D. subobscura* se originara en una zona templada con tendencia a fría, con las características actuales de Centroeuropa, pues las especies del grupo "obscura" al que pertenece, ocupan preferentemente áreas de dichas características. Por ello, se hace más probable que las ordenaciones cromosómicas más frecuentes allí sean las primitivas. De acuerdo con ello, A_{st}, J_{st}, U_{st}, E_{st} y O_{st} deberían ser las ordenaciones primitivas, a pesar de que las demás ordenaciones de distribución universal también son buenos candidatos, especialmente U_{1+2}, que presenta frecuencias muy altas en Escocia; por la posición de fondo de saco de dichas poblaciones, puede ser una reliquia de una característica de antiguas poblaciones. En cambio, respecto a O_{st}, los datos del polimorfismo enzimático apoyan también su mayor antigüedad.

El polimorfismo pudo iniciarse en el cromosoma *E*, pues en general es el que presenta mayor índice de diversidad evolutiva (el índice de diversidad evolutiva [Prevosti, 1974] no sólo considera la diversidad de ordenaciones presentes en una población, sino también el número de pasos evolutivos necesarios para producir dicha diversidad). Además, las ordenaciones de este cromosoma presentan clinas latitudinales más generales que las de los demás cromosomas. El cromosoma *E* es el más polimórfico en áreas aisladas, como las Islas Canarias y Madeira, Cerdeña y Sicilia y en el norte de Irán, en donde el polimorfismo es menor; las poblaciones conservan características antiguas, debido quizás al propio aislamiento.

Aunque es posible que sea casual, puede señalarse también que el cromosoma *E* de *D. subobscura* es el homólogo del tercero de *D. pseudoobscura*, el único polimórfico de esta especie.

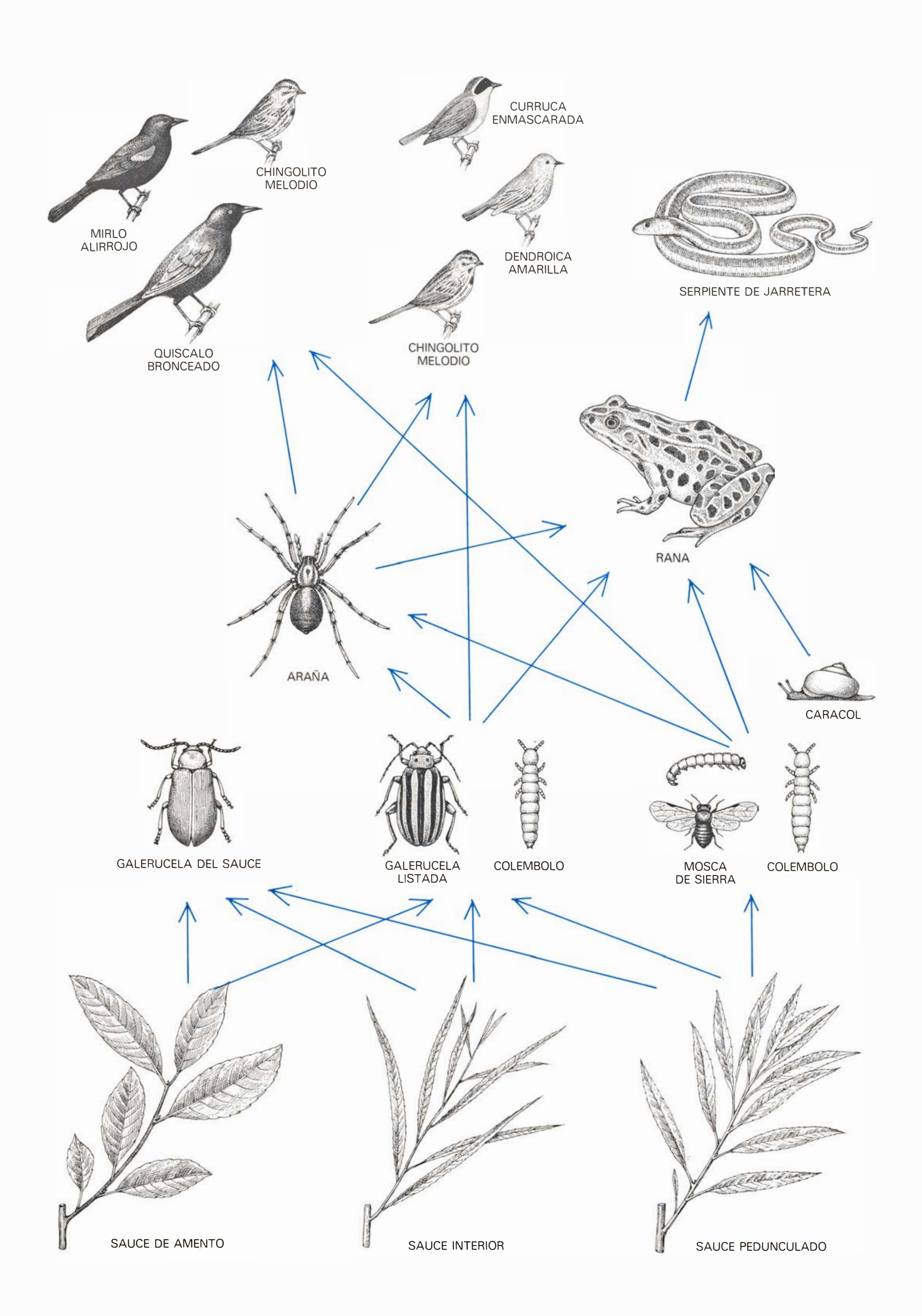
Si la especie se originó en un área templada–fría y las ordenaciones standard, o la U_{1+2} en el caso del cromosoma *U*, son las más antiguas parece que la expansión de la especie hacia las áreas más calientes del sur debió ir acompañada de la aparición de nuevas ordenaciones, con conjuntos de genes adaptados a dichas condiciones. Ahora bien, dichas ordenaciones no fueron las mismas en las distintas áreas meridionales, lo cual se refleja en su distribución. Así, para el cromosoma *A*, A_1 debió aparecer en la parte oriental o sudoriental, mientras que A_2 surgió probablemente en el área mediterránea. En el norte de Africa se originaron una serie de ordenaciones de este cromosoma, las cuales no han salido prácticamente de allí, por culpa de las barreras marinas.

En el cromosoma *J* existen dos ordenaciones meridionales: la J_1, que es la más extendida, y la J_{3+4}, que se limita al Mediterráneo oriental, donde probablemente se originó. En el cromosoma *U*, U_{1+2} es la ordenación de distribución más universal y, si no es la más primitiva, debe seguir por lo menos en antigüedad a U_{st}. Predomina en muchas poblaciones meridionales, principalmente en las más periféricas, como Canarias y Madeira y en el norte de Irán. Sobre U_{1+2} en el Mediterráneo central debió originarse U_{1+2+8}, probablemente con un conjunto de genes mejor adaptados a las condiciones meridionales que U_{1+2}, pues predomina en el sur de Italia, norte de Africa y sur de la península ibérica. Su distribución radial en esta península, así como su presencia con U_{1+2} en Canarias y Madeira, parecen indicar que su origen es bastante antiguo. En el Mediterráneo oriental debió aparecer U_{1+2+6}, con altas frecuencias en poblaciones de Anatolia y Grecia, habiéndose extendido con frecuencias bajas a otras poblaciones, principalmente del Mediterráneo. En el extremo oriental del Mediterráneo debió originarse U_{1+2+7}, que domina en Israel, habiéndose detectado con bajas frecuencias en otras poblaciones. En el cromosoma *E*, si E_{st} es la ordenación más primitiva debe seguirle en antigüedad E_{1+2}, lo cual está de acuerdo con su distribución universal. De E_{1+2} debió surgir E_{1+2+9} que, de acuerdo con su antigüedad, también es prácticamente universal, aunque su frecuencia solamente es importante en Anatolia y algunas otras poblaciones del Mediterráneo oriental De E_{1+2+9} derivan $E_{1+2+9+3}$, $E_{1+2+9+4}$ y $E_{1+2+9+12}$. Esta última se ha extendido

mucho por el Mediterráneo, donde presenta altas frecuencias, así como Canarias y Madeira. Las otras dos están más localizadas. Por su distribución parecen ser más recientes y propias del norte de Africa; presentan frecuencias relativamentes altas en algunas poblaciones italianas, tanto continentales como insulares.

Quizás es en el cromosoma *O* donde caben interpretaciones más claras. Por las razones antes indicadas, la ordenación O_{st} parece ser la más antigua. La primera expansión de la especie hacia el sur estuvo relacionada probablemente con la aparición de O_{3+4} que se extendió ampliamente, habiendo llegado hasta las regiones más extremas de distribución de la especie, tales como las Canarias y Madeira en el SW y el norte de Irán en el E, lugares en los que es prácticamente la única presente. Posterior, aunque también muy antigua, debió ser la aparición de O_{3+4+7}. Tanto la distribución radial que presenta en la península ibérica, como su distribución disjunta con altas frecuencias en la península ibérica y en Anatolia, hacen pensar que apareció antes de la glaciación del Würm. Es posible que entonces alcanzara una amplia distribución por el norte de Africa y zona mediterránea del Próximo Oriente, donde todavía se encuentra aunque con frecuencias en general pequeñas. Actualmente sólo se observa de una manera esporádica en las regiones europeas del Mediterráneo central y oriental (Grecia), por lo que parece muy probable que nunca haya sido un elemento importante del polimorfismo de esta región, en la cual se ha conservado como ordenación dominante O_{3+4}. La ordenación que ahora predomina en el norte de Africa es O_{3+4+8}, que debió aparecer probablemente en este continente, después de O_{3+4+7}. De allí, a través de las islas del Mediterráneo central, debió pasar a Italia y el sur de Francia, donde presenta frecuencias relativamentes altas; tampoco es despreciable su frecuencia en las poblaciones españolas próximas a los Pirineos. No ha llegado a Canarias y Madeira, a pesar de ser la ordenación más frecuente en el límite sur de distribución de la especie en Marruecos. Este dato y la limitación de su distribución geográfica apoyan que tenga un origen relativamente reciente. Las demás ordenaciones de este cromosoma son menos importantes o tienen distribuciones más localizadas.

En conjunto, el estudio del polimorfismo cromosómico de *D. subobscura* indica la importancia que la interación entre los factores adaptativos y los históricos puede tener para la evolución genética de algunos caracteres.


CURRUCA ENMASCARADA
CHINGOLITO MELODIO
MIRLO ALIRROJO
DENDROICA AMARILLA
SERPIENTE DE JARRETERA
QUISCALO BRONCEADO
CHINGOLITO MELODIO
RANA
ARAÑA
CARACOL
GALERUCELA DEL SAUCE
GALERUCELA LISTADA
COLEMBOLO
MOSCA DE SIERRA
COLEMBOLO
SAUCE DE AMENTO
SAUCE INTERIOR
SAUCE PEDUNCULADO

La evolución de los sistemas ecológicos

La coevolución de las especies en el interior de los ecosistemas origina interesantes pautas en el número total de especies que se encuentran en una zona determinada, en su abundancia relativa y en la estructura general de la red trófica local

Robert M. May

Hablando en sentido riguroso, los sistemas ecológicos como tales no evolucionan. Como se ha señalado repetidamente en este número, la selección natural actúa de forma casi invariable sobre los individuos o sobre grupos de individuos relacionados. Las poblaciones, y mucho menos las comunidades de poblaciones interactuantes, no pueden considerarse unidades sometidas a la evolución darwiniana. No obstante, sigue siendo cierto que las fuerzas que conforman la selección natural entre los individuos implican toda suerte de interacciones biológicas con otras especies: las plantas con flores con sus polinizadores, los frutos con los animales que dispersan sus semillas, los insectos desagradables con las especies que mimetizan su coloración advertidora. De ahí que, en cierto sentido, pueda considerarse que existen constelaciones de especies que evolucionan conjuntamente en el interior de un marco darwiniano convencional. Reconocer que la evolución biológica produce pautas a nivel de los sistemas ecológicos no supone en absoluto la noción vulgar de "selección de grupo". Estos modelos están anclados en la interacción de relaciones biológicas que intervienen para conferir ventajas o desventajas específicas a los organismos individuales, concepto que queda memorablemente expresado en el título de un libro de G. Evelyn Hutchinson: *El teatro ecológico y el drama evolutivo* ("The Ecological Theater and the Evolutionary Play").

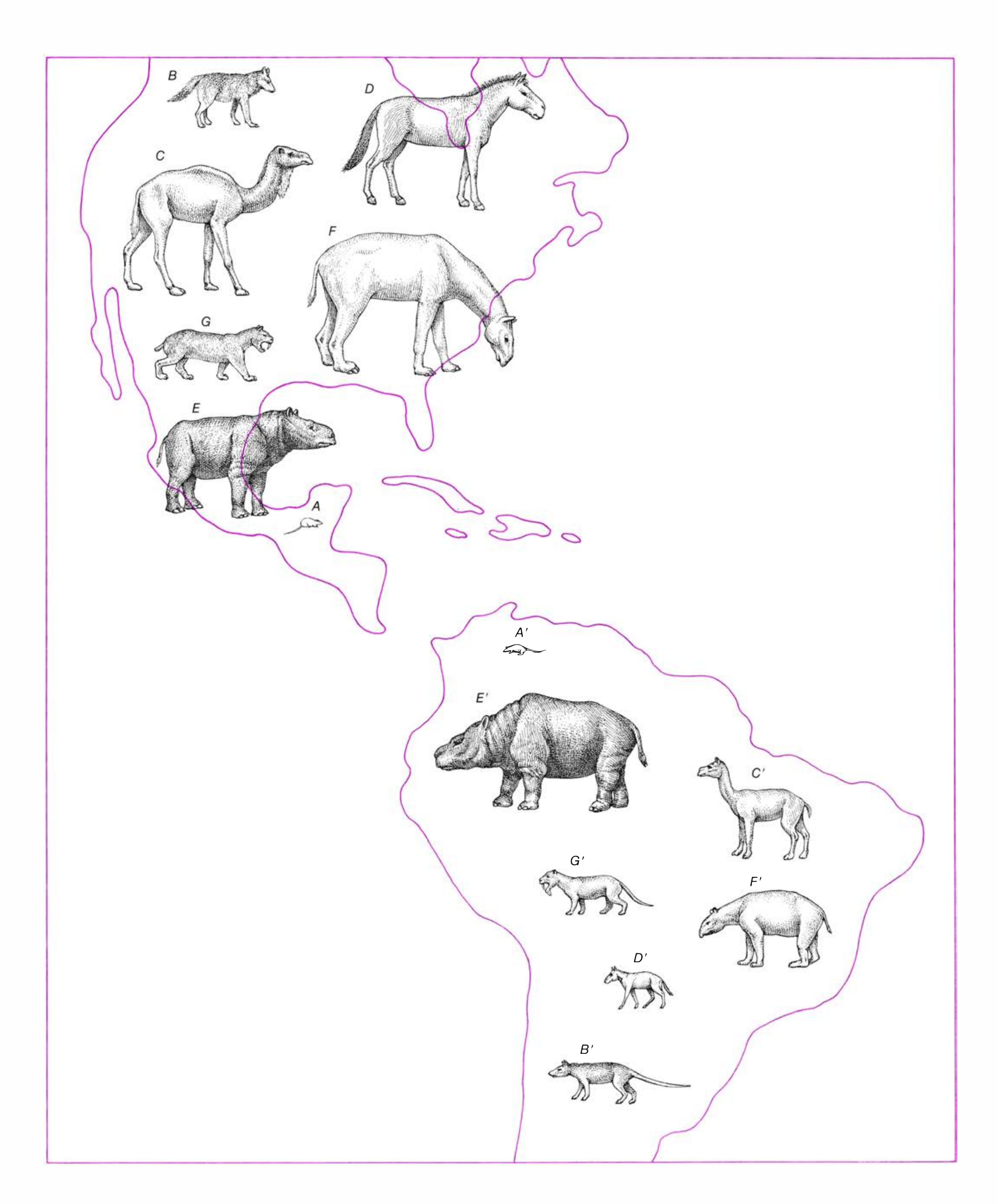
¿De qué manera se combinan las fuerzas evolutivas con el ambiente físico para dar forma a una comunidad de seres vivos? ¿Por qué, por ejemplo, Gran Bretaña posee unas 60 especies de mariposas residentes mientras que Nueva Guinea tiene cerca de 1000? Yendo más allá de la pregunta sobre el número total de especies, pueden formularse cuestiones más detalladas acerca de los modelos de organización de una comunidad. ¿Qué es lo que explica la abundancia relativa de los individuos de distintas especies en una región determinada? ¿Por qué algunas comunidades están formadas por varias especies muy comunes junto a unas cuantas raras, mientras que en otras comunidades los individuos se distribuyen en un número aproximadamente igual para cada especie? ¿Por qué prácticamente todas las comunidades tienen muchas más especies de animales pequeños que de animales grandes? ¿Por qué las cadenas tróficas tienen típicamente sólo tres o cuatro niveles (planta, herbívoro, primer carnívoro y segundo carnívoro), a pesar de la existencia de una gran variabilidad en la cantidad del flujo de energía y en las peculiaridades físicas de los organismos de que constan?

Las respuestas a estas preguntas no son únicamente interesantes por sí mismas, sino que además son importantes para la conservación y la gestión de los recursos. A pesar de que las pruebas empíricas se acumulan y se sintetizan cada vez más, no existe hoy un consenso sobre la respuesta adecuada a las preguntas formuladas anteriormente. Describiré a continuación algunos de los modelos empíricos que han surgido y revisaré algunas de las hipótesis que se han avanzado acerca de las causas subyacentes.

Las pruebas de que existen pautas coherentes por lo que respecta al número de especies asociado a una región determinada, proceden de fuentes que van desde la enorme extensión del registro fósil hasta experimentos controlados sobre la fauna de artrópodos asociada a determinados árboles del manglar. Sirviéndose de estas pruebas, P. J. Darlington, en su *Zoogeografía: Distribución geográfica de los animales* ("Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals"), estudio clásico del paradero pasado y presente de los vertebrados, concluye: "A lo largo de toda la historia registrada de los vertebrados, y cuando el registro es suficientemente bueno, el mundo en su totalidad, y dentro de éste cada parte importante, han estado habitados por una fauna vertebrada que se ha mantenido razonablemente constante en su tamaño y en su estructura adaptativa. Ni el mundo entero ni ninguna de sus partes importantes ha estado repleto de animales en una época y vacío en la siguiente, y ningún papel ecológico importante ha estado mucho tiempo sin ocupar. Siempre hubo (quizá con la excepción de períodos de tiempo muy cortos) herbívoros y carnívoros, formas grandes y pequeñas, y gran variedad de adaptaciones menores distintas, todas en una proporción razonable entre sí. Las faunas actuales muestran el mismo equilibrio. Cada continente tiene una fauna razonablemente proporcionada a su extensión y a su clima, y cada una de las faunas principales presenta una proporción razonable de herbívoros, carnívoros, etcétera. Esto no puede deberse al azar."

En el artículo precedente de este número [véase, "La evolución de las plantas

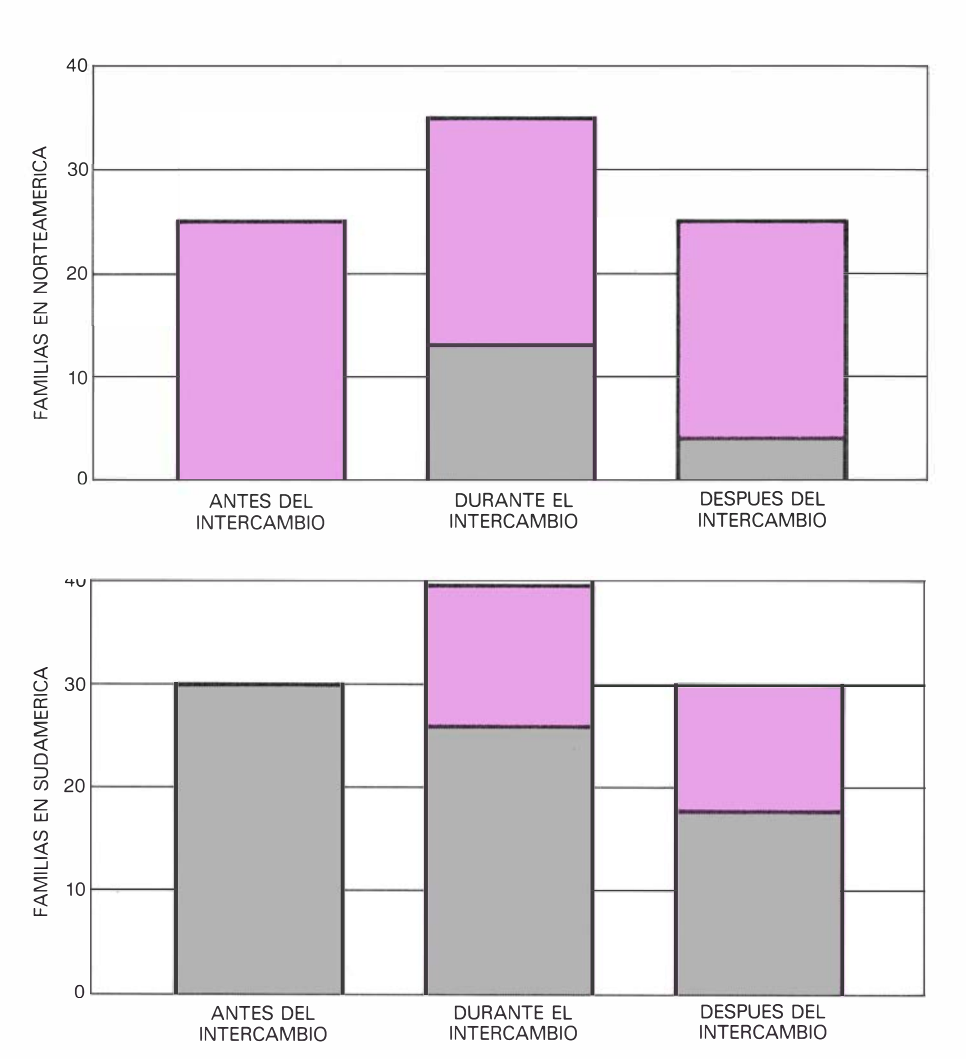
LA RED TROFICA HIPOTETICA que se ilustra en la figura de la página anterior indica quién se come a quién en un bosque de sauces del Canadá. Estas redes tróficas pueden organizarse de modo aproximado según una jerarquía que consta de un pequeño número de "niveles tróficos" (en este caso cuatro), aunque por lo general no todas las especies presentes corresponden de manera exacta al esquema de clasificación. En este caso los niveles tróficos son los productores primarios (los propios sauces), los herbívoros (gran variedad de insectos), primeros carnívoros (arañas y ranas) y segundos carnívoros (aves y serpientes). Sin embargo, la ruta que va de las plantas a las serpientes puede trazarse a través de dos eslabones (insectos y ranas), o de tres eslabones intermedios (insectos, arañas y ranas); asimismo, las rutas que van de las plantas a las aves pueden ser directas, a través de un solo eslabón (insectos), o indirectas, pasando por dos (insectos y arañas).



UNA DOTACION CONTINENTAL COMPLETA de mamíferos terrestres evolucionó independientemente en Norteamérica y en Sudamérica antes de la formación del puente continental de Panamá durante el Pleistoceno, hace unos dos millones de años. En consecuencia, determinados papeles ecológicos fueron desempeñados por actores filogenéticamente distintos en cada continente. Como ejemplo se identifican varios de estos tipos convergentes de mamíferos mediante pares de letras. Comprenden la familia de la musaraña (Sorícidos) en Norteamérica (*A*) y la familia Cenoléstidos, que eran marsupiales, en Sudamérica (*A′*), el lobo norteamericano (*B*) y el correspondiente marsupial carnívoro sudamericano (*B′*), el camello norteamericano (*C*) y el litopterno sudamericano parecido a un camello (*C′*), el caballo norteamericano (*D*) y el litopterno sudamericano parecido a un caballo (*D′*), el rinoceronte norteamericano (*E*) y el toxodonte sudamericano (*E′*), el calicoterio norteamericano (*F*) y el homalodoterio sudamericano (*F′*), y el tigre de dientes de sable norteamericano (*G′*) y su contrapartida marsupial sudamericana (*G′*). Después de la conexión continental a mediados del Pleistoceno, hubo gran intercambio faunístico entre ambos continentes.

y los animales pluricelulares", de James W. Valentine], se presentan pruebas similares para diversos grupos fósiles. Un ejemplo particularmente adecuado lo proporciona la comparación del número de familias de mamíferos terrestres en Norteamérica y en Sudamérica antes, durante y después de la formación del puente continental de Panamá en el Pleistoceno, hace unos dos millones de años. Antes de la formación de este enlace, los dos continentes no habían tenido contacto directo desde el alba de la época de los mamíferos, e incluso anteriormente esta conexión era indirecta, a través de Europa y Africa. En un principio no había familias de mamíferos terrestres comunes a ambos continentes, y determinados papeles ecológicos eran desempeñados por actores filogenéticamente distintos en Norteamérica y en Sudamérica (*véase la ilustración de la página anterior*). En algún momento, a mediados del Pleistoceno, se formó la conexión continental actual, y de aquí se derivó un gran intercambio faunístico entre uno y otro continente. El número total de familias aumentó de manera evidente durante el intercambio, pero las extinciones subsiguientes hicieron que eventualmente el número de familias en ambos continentes disminuyera hasta aproximadamente el nivel numérico que existía antes de la mezcla faunística. Tal como ha observado el paleontólogo George Gaylord Simpson, estos hechos están de acuerdo con "la hipótesis de que cada continente se hallaba ecológicamente lleno de mamíferos terrestres antes del intercambio, y que la cifra de unas 25 familias en Norteamérica y de unas 30 en Sudamérica representa la saturación ecológica". Los animales septentrionales tuvieron más éxito en el sur que los animales meridionales en el norte, probablemente debido a que las especies norteamericanas eran los productos entresacados por la competencia en los continentes septentrionales interconectados, mientras que Sudamérica había permanecido aislada durante mucho tiempo.

A una escala mucho más reducida, estos modelos de "equilibrio insular" aparecen tanto si se cuenta el número de especies de aves que se reproducen en las islas de la costa británica, o el número de especies de gorgojos en las islas del Pacífico, como (pasando de islas reales a islas virtuales) el número de especies de plantas en reservas de distinto tamaño en Yorkshire. En la base de estos estudios está la idea de que el número de especies de una comunidad "insular" de este tipo se encuentra en equilibrio dinámico, al hallarse las extinciones locales compensadas, en promedio, con las inmigraciones recientes de la misma o de otras especies.



EL NUMERO TOTAL DE FAMILIAS de mamíferos terrestres en Norteamérica (*arriba*) y en Sudamérica (*abajo*) aumentó notablemente durante el intercambio faunístico que tuvo lugar entre los dos continentes después de la formación del puente continental de Panamá, pero las extinciones subsiguientes hicieron que el total se redujera hasta un nivel aproximadamente igual al que existía antes. Las especies septentrionales (*color*) tuvieron por lo general más éxito en el sur que las meridionales (*gris*) en el norte, debido al mayor aislamiento geográfico de Sudamérica en las épocas anteriores. (Ilustración realizada por Gabor Kiss).

La formulación precisa de esta idea se debe al malogrado Robert H. MacArthur, de la Universidad de Princeton, y a Edward O. Wilson, de la Universidad de Harvard. Trátese de islas reales o virtuales, las tasas de extinción serán quizá más elevadas en las islas más pequeñas, de modo que el número de especies en equilibrio resultará probablemente menor en las islas más pequeñas. En Nueva Guinea, por ejemplo, muchas especies de aves están acantonadas en las elevaciones más conspicuas de las montañas; por tanto Nueva Guinea representa para ellas una especie de archipiélago. De manera más general, la relación entre el número de especies y la superficie de una isla (ya sea una isla real, la cumbre de una colina o una reserva natural) en un archipiélago de este tipo puede resumirse con buena lógica mediante la regla aproximada de que multiplicar la superficie por un factor de diez representa un aumento del doble del número de especies. Y viceversa, para una isla de un tamaño determinado, la tasa de inmigración es probable que disminuya al aumentar la distancia al acervo de especies del continente o de otras islas. Este efecto ha sido documentado por Jared M. Diamond, de la Universidad de California en Los Angeles, a propósito de las aves no marinas de las tierras bajas de las islas que rodean Nueva Guinea. Al reunir las tendencias de las tasas de extinción y las tasas de inmigración, MacArthur y Wilson llegaron a la conclusión de que el número de especies en equilibrio sería mayor en las islas grandes y cercanas a la costa, y menor en las islas pequeñas y distantes, siempre que las islas no fueran muy dispares en cuanto a los hábitats que proporcionaran.

Existen tres maneras fundamentales de probar estas hipótesis sobre la biogeografía insular. La primera, que se ha descrito antes, consiste en examinar tendencias del número de especies en

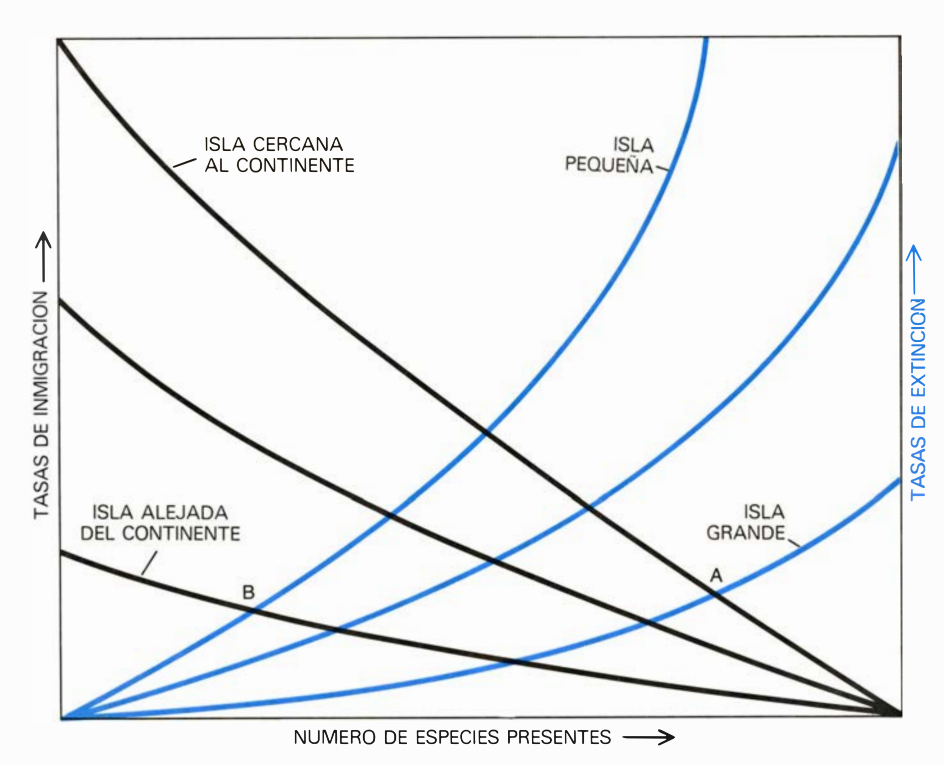
aquellas islas cuya fauna parece hallarse en un estado de equilibrio. La segunda consiste en estudiar el acercamiento al equilibrio a medida que islas vacías van siendo colonizadas. El estudio mejor conocido de este último tipo lo proporcionó un "experimento natural": la recolonización de la isla volcánica de Krakatoa después de que sus biotas fueran destruidas por la explosión de 1883. En este caso, el número de especies de aves volvió, en un tiempo relativamente corto, al valor correspondiente a la superficie y al aislamiento de la isla, mientras que el número de especies de plantas todavía está aumentando. La tasa de acercamiento al equilibrio depende, evidentemente, del grupo de plantas o animales que se considere. Experimentos naturales similares los proporcionan las aves de las islas Ritter y Long, cerca de Nueva Guinea, cuyas faunas fueron destruidas por erupciones volcánicas a finales del siglo XIX y a finales del XVIII, respectivamente; las aves de siete islotes de coral de la misma zona, en la que la onda de marea que siguió a la erupción de la isla Ritter destruyó la fauna en 1888, y la colonización inicial de una isla volcánica de reciente formación, la de Surtsey, en aguas de Islandia.

En una serie de "experimentos artificiales" análogos, Daniel S. Simberloff, de la Universidad Estatal de Florida, ha colaborado con Wilson en la fumigación de unos minúsculos islotes de manglar, en aguas de los cayos de Florida, y en el seguimiento de su recolonización por distintos artrópodos. Estos estudios tienen un interés particular, pues en ellos se encontró que el número total de especies tiende a volver a su valor original, aunque las listas de especies en cualquier islote, antes y después, sean bastante distintas. Además, el más distante de estos islotes empezó y terminó con menos especies de artrópodos, como predice la teoría del equilibrio.

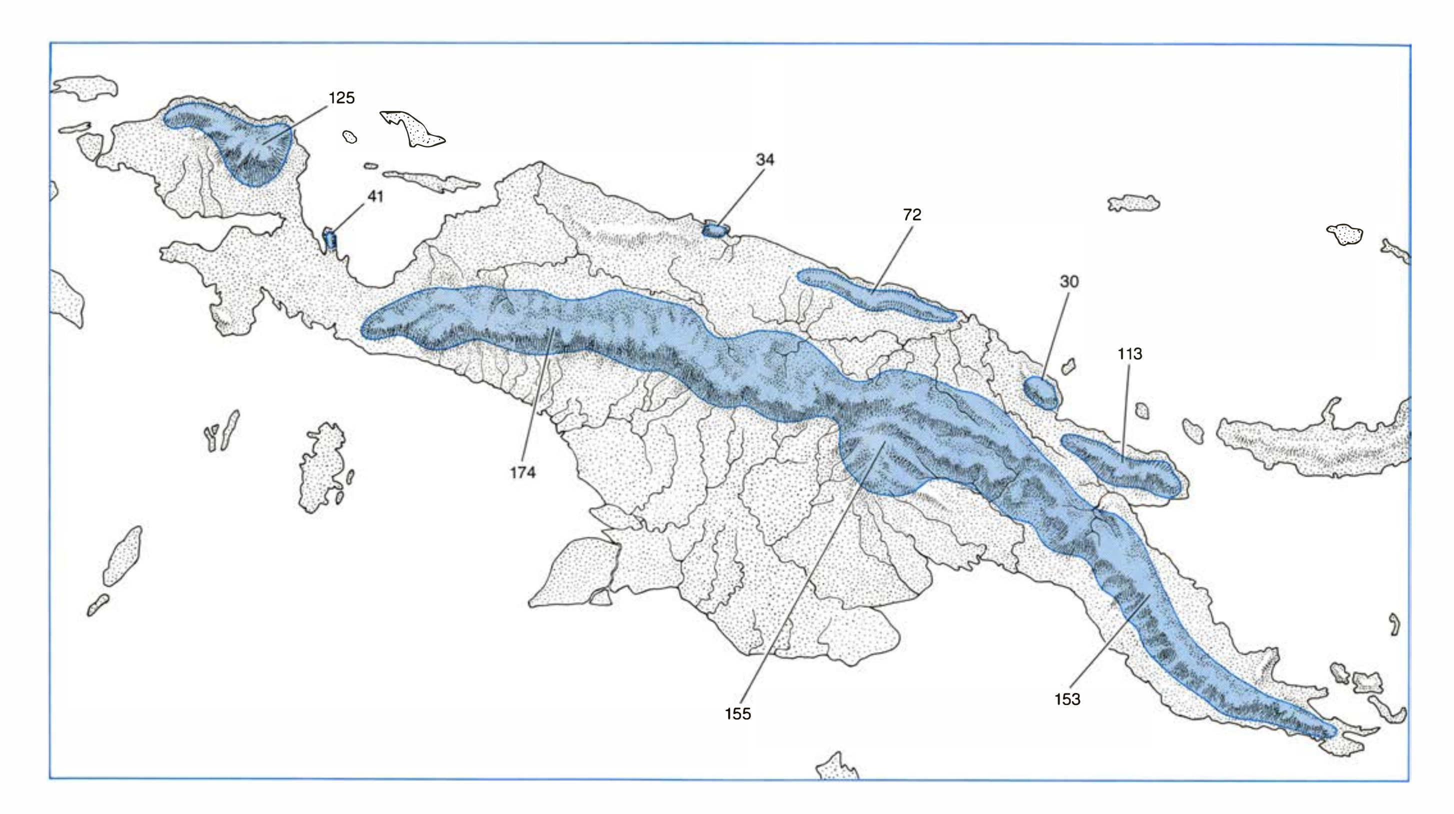
El tercer método para comprobar las hipótesis sobre la biogeografía insular queda ilustrado por el caso de una isla sobresaturada que se relaja y tiende al equilibrio. Esta situación tiene un interés práctico cuando se aísla alguna parte de un hábitat, en forma de reserva faunística o florística, y el resto se destruye; una reserva de este tipo estará al principio sobresaturada, y poseerá más especies que las apropiadas a su superficie en el equilibrio. Las islas con puentes continentales proporcionan experimentos naturales de este tipo. En la última época glaciar estas islas se encontraban unidas al continente o a islas mayores, y compartían las biotas continentales. Al finalizar la época glaciar, hace unos 10.000 años, la liberación del agua almacenada en los glaciares elevó el nivel del mar y creó estas islas, con el resultado que su dotación de especies continentales ha disminuido lentamente hasta el valor de equilibrio adecuado para una isla de su extensión actual. Los ejemplos que han analizado los biogeógrafos comprenden Gran Bretaña (en aguas de Europa continental), Aru y otras islas (frente a Nueva Guinea), Trinidad (en aguas sudamericanas) y Borneo y Japón (frente al continente asiático).

Una variación sobre este tema lo proporcionan 17 sistemas montañosos que alcanzan altitudes de más de 3000 metros sobre el desierto de la Great Basin, en los Estados Unidos occidentales. Los hábitats boreales de las cúspides de estas montañas son ahora "islas montanas", pero en los períodos más fríos del Pleistoceno se hallaban conectados entre sí y a los hábitats boreales ancestrales de las Montañas Rocosas y de la Sierra Nevada. James H. Brown, de la Universidad de Arizona, ha documentado los modelos regulares de la extinción diferencial que tuvieron lugar cuando las faunas superpobladas de 13 especies de pequeños mamíferos no voladores se redujeron hasta el número de especies, más pequeño, adecuado para determinadas cumbres montañosas.

Estos y otros ejemplos señalan una estructura subyacente de la comunidad, un número de especies en equilibrio, que por término medio es estable y predecible. Qué especies sean las realmente presentes, suele ser en cambio algo bastante impredecible, y puede depender de los caprichos de la historia evolutiva o de los antojos del ambiente. Abundan los ejemplos anecdóticos. En los ambientes del Viejo y del Nuevo Mundo los pájaros carpinteros ocupan un nicho especial, y capturan los insectos que se encuentran debajo de la corteza de los árboles. Sin embargo, los pájaros carpinteros no alcanzaron las islas Galápagos, donde su papel lo desempeña un pinzón que emplea útiles, pues busca los insectos mediante una espina de cacto; tampoco se extendieron hasta Hawai, donde un ave de la familia Drepaníidos ha desarrollado un pico de pájaro carpintero; tampoco llegaron a Nueva Guinea, donde varias aves y el falangero listado han ocupado su nicho; y tampoco se encuentran en Madagascar, donde el estilo de vida del pájaro carpintero es imitado por el aiai, un primate cuyo dedo medio se halla grotescamente alargado, lo que le permite extraer de los árboles las larvas de insectos.



MODELO DEL EQUILIBRIO DINAMICO de la biogeografía insular, formulado por el malogrado Robert H. MacArthur y por Edward O. Wilson; sostiene que tanto en las islas reales como en las virtuales las extinciones locales se compensan, por término medio, por las inmigraciones recientes de la misma especie o de otra especie. Las tasas de extinción (*curvas de color*) tienden a aumentar cuando crece el número total de especies en la isla; este efecto será más pronunciado en las islas pequeñas que en las grandes. Por el contrario, la tasa de inmigración de nuevas especies (*curvas en negro*) tienden a disminuir cuando crece el número de especies; la tasa de inmigración será entonces menor en las islas alejadas del acervo principal de la especie que en las cercanas. De ahí se deduce que el número en equilibrio de las especies presentes en una zona será mayor en las islas grandes y cercanas (*punto A*), y menor en las pequeñas y distantes (*punto B*).

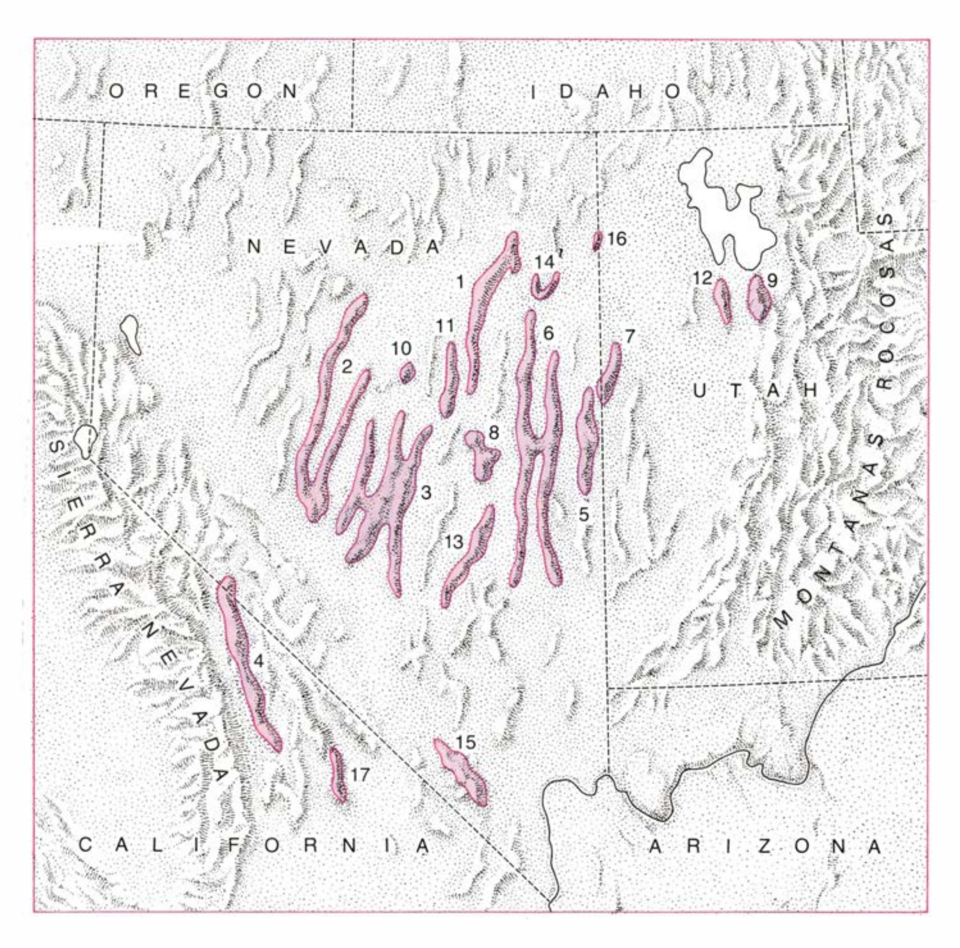


LAS MONTAÑAS DE NUEVA GUINEA (*color*) **representan una especie de archipiélago insular para las especies de aves acantonadas en las cumbres más elevadas. Para dichas especies, Nueva Guinea posee un gran hábitat insular central (las cordilleras montañosas) y otros seis hábitats insulares más reducidos a lo largo de la costa septentrional, separados entre sí por un "mar" de tierras bajas interpuestas. Los números del mapa indican el número de especies de aves montanas que se han contado en cada una de las cordilleras menores y en tres estaciones distintas de la cordillera central. De conformidad con el modelo de equilibrio dinámico de la biogeografía insular, las islas virtuales mayores tienen por lo general más especies. Este efecto de superficie explica la mayor parte de la variación en el número de especies que se ha observado; la variación residual está muy correlacionada con las diferencias de altitud.**

En el bosque tropical africano y sudamericano los monos destacan entre los animales frugívoros, pero los monos no llegaron a Nueva Guinea desde el reino biogeográfico asiático; ello nos explica porqué Nueva Guinea posee una mayor diversidad de aves frugívoras. Todo esto recuerda la fina penetración del proceso evolutivo de que Jacques Monod hace gala en su libro *El azar y la necesidad*, si bien aquí a nivel de ecosistemas. En el lenguaje de Monod, las pautas de la organización de la comunidad son predecibles y, por tanto, necesarias, pero las especies que resultan desempeñar un papel ecológico determinado en un lugar y en un tiempo particulares están sujetas al accidente histórico, es decir, al azar.

Es más fácil demostrar la existencia de estas pautas que explicarlas. Las investigaciones actuales se basan en los esfuerzos pioneros de Charles. Elton, Hutchinson y MacArthur, pero se trata más de una lista de ideas que de un catálogo de respuestas. Supóngase que se empieza por centrar la atención en las distintas poblaciones que constituyen una comunidad pluriespecífica. Una complicación inmediata es la variedad de factores que pueden relacionarse con el hecho de si una población es probable que persista o no. En un extremo se encuentran aquellas especies cuyos modelos de mortalidad están determinados, casi enteramente, por las vicisitudes de un ambiente que para ellas es impredecible, efímero o heterogéneo. Para ellas, las presiones evolutivas se dan en el sentido de hacerles producir muchos descendientes, invertir poco en cuidados paternos (puesto que ello tiene un efecto mínimo en la probabilidad de supervivencia) y repartir los riesgos mediante una elevada capacidad de dispersión. Estas especies de "prospera y revienta" son las pioneras en el mundo de las plantas y de los animales. En el otro extremo se encuentran aquellas especies cuya mortalidad está predominantemente influida por las interacciones dentro de su propia especie y con otras especies. Para ellas las presiones evolutivas significan, por un lado, ser un buen competidor y tener pocos descendientes y, por otro, invertir más tiempo y energía en criarlos. Se trata, desde luego, de los dos extremos de un continuo, y la mayoría de especies ocupan una posición intermedia.

A este reconocimiento de la variedad de los posibles estilos de vida le corresponden consecuencias prácticas. Por ejemplo, como ha señalado T. R. E. Southwood, del Imperial College of Science and Technology, de Londres, no puede haber una única "vía fácil" para controlar las plagas de insectos. Para plagas como las langostas del desierto o las moscas de la fruta, cuya historia natural está hecha de caprichosos brotes y derrumbamientos, no se puede acudir al "equilibrio de la naturaleza", porque no lo hay. Los plaguicidas, racionalmente aplicados, seguirán constituyendo la técnica más eficaz para coexistir con estas poblaciones intrínsecamente explosivas. Otras plagas, como la mariposa manzanera, causan perjuicios económicos al persistir en número bajo y estable. Aquí puede ser mejor el control mediante técnicas biológicas, como enemigos naturales, la liberación de machos estériles o el empleo de feromonas (sustancias naturales que actúan sobre el comportamiento, como los atrayentes sexuales). Los organismos asociados a las enfermedades humanas proporcionan otro tipo de ejemplos. En un extremo del espectro están las enfermedades como la viruela, la gripe o el sarampión, que son epidémicas, de corta duración en el individuo aislado y altamente transmisibles por contacto directo. En el otro extremo se hallan las infecciones como la malaria o la esquistosomiasis, que son endémicas, de larga duración y poseen ciclos de transmisión intrincados, aunque estables, y que suponen una gran variedad de vectores intermedios.



UN CASO ESPECIAL EN LA BIOGEOGRAFIA de un archipiélago de "islas montanas" sobresaturado que tiende hacia el equilibrio se representa en este mapa de un grupo de 17 cordilleras montañosas de más de 3000 metros de altitud, en la región del desierto de la Great Basin, entre Sierra Nevada y las Montañas Rocosas. Según James H. Brown, de la Universidad de Arizona, los hábitats boreales climáticamente aislados que ahora se encuentran en estas cumbres estaban conectados entre sí y con los hábitats boreales ancestrales de las cordilleras circundantes durante el período más frío del Pleistoceno, momento en el que fueron colonizadas por un grupo de pequeños animales. Para cada una de estas islas virtuales Brown ha documentado las pautas de extinción de 13 especies de micromamíferos (*véase la ilustración siguiente*).

Supóngase a continuación que se olvidan estas complicaciones y la atención se dirige a las comunidades en las que las interacciones biológicas son de suma importancia a la hora de determinar el número de especies que coexisten. En las especies que compiten por un recurso, la cuestión clave que se plantea es hasta qué punto pueden ser similares dos especies si han de persistir juntas. En otras palabras, ¿cuáles son los límites a la semejanza entre los competidores que coexisten? La respuesta a esta cuestión, cuyo planteamiento preciso se debe ante todo a Hutchinson y a MacArthur, se ha buscado en modelos teóricos y en el mundo real. En ambos casos, inicialmente deben considerarse situaciones simples, para que la competencia simultánea por distintos recursos (alimento, lugares de alimentación, de nidificación, etcétera) no conduzca a complicaciones que sea difícil desenmarañar. Para especies que compiten primariamente a lo largo de un único eje de recursos (por ejemplo, si se diferencian únicamente por el tamaño de los productos alimentarios que seleccionan), algunas observaciones de campo y varios razonamientos teóricos sugieren que, en la utilización del recurso (el tamaño del alimento seleccionado), la diferencia media entre las especies debe ser mayor, o aproximadamente la misma, que la separación entre ambas especies, si tienen que coexistir. Estas respuestas son todavía aproximadas y preliminares a la pregunta sobre los límites de la semejanza.

Muchos observadores piensan que la competencia no debe ser muy importante en las comunidades reales, porque raramente se advierten pruebas directas (sangre sobre el suelo, por así decirlo) de la misma. Diamond ha respondido a este argumento con una analogía: es muy raro ver a los empleados de Hertz y de Avis, cada uno de ellos con sus colores específicos y distintivos, enzarzados en peleas en los aeropuertos, pero, sin embargo, su competencia indirecta por los usuarios de coches de alquiler es muy real.

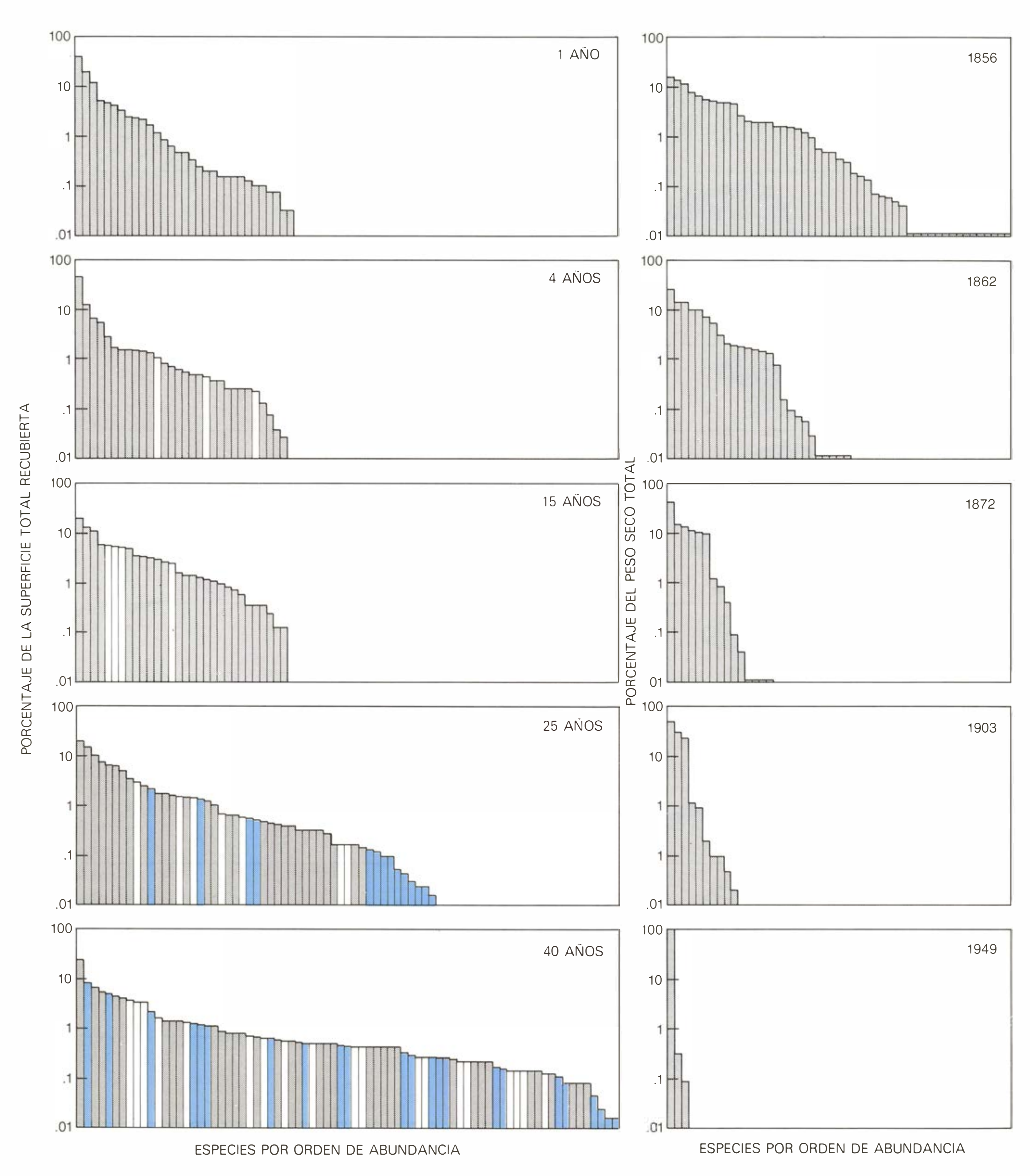
Otros tipos de interacciones biológicas pueden modificar profundamente los efectos de la competencia. Así, los depredadores pueden estimular la coexistencia de las especies presa. Esto es lo que ocurre, evidentemente, si los depredadores pasan a dedicar su atención, de forma desproporcionada, a las especies de presas que son más abundantes en un momento dado. Sin embargo, también puede ocurrir que los depredadores capturen especies presa de forma indiscriminada, siempre que los competidores inferiores de las especies presa tengan tasas más elevadas de crecimiento de la población. Las interacciones mutualistas, como las que se dan entre las plantas con flores y sus polinizadores, o entre las hormigas y las plantas que, a cambio de su defensa contra los insectos herbívoros, les proporcionan alojamientos especiales, pueden también enriquecer la estructura de la comunidad y el número de especies. De hecho, las interacciones mutualistas pueden crear nuevos recursos.

Por si todas estas complicaciones no fueran suficientes, existen problemas fascinantes aunque complejos, asociados a los modelos más simples para el comportamiento dinámico de poblaciones únicas. Del mismo modo que las ecuaciones matemáticas que describen el flujo de los fluidos pueden exhibir un comportamiento, correspondiente al flujo uniforme, flujo oscilatorio o turbulencia, de forma similar (pero más transparente) las ecuaciones no lineales para el crecimiento de la población pueden dar soluciones estables, ciclos de población o un comportamiento caótico de la población. Este conocimiento, que se ha adquirido recientemente gracias a la labor de James A. Yorke, de la Universidad de Maryland, George F. Oster, de la Universidad de California en Berkeley, de la mía propia y de la de otros, ayuda a explicar por qué algunas poblaciones son estables y otras presentan ciclos. Por otra parte, suscita la desagradable perspectiva de que una comprensión realista de los sistemas pluriespecíficos puede quedar atascada en el mismo tipo de dificultades matemáticas que afligen al estudio de los fluidos turbulentos.

En pocas palabras: los ecólogos están muy lejos de poder explicar por qué razón, por ejemplo, hay unas 600 especies de aves en Norteamérica, en lugar de haber 60 o 6000. En mi opinión, yo creo que estos límites impuestos al número total de especies los fija principalmente la semejanza limitante entre los competidores, y con frecuencia están modificados por relaciones depredador-presa, por efectos de mutualismo y por la existencia de especies fugitivas o pioneras, con su aje-

		PESO DEL CUERPO (GRAMOS)	CORDILLERA: 1. RUBY	2. TIOYABE	3. TOQUIMA, MONITOR	4. WHITE, INYO	5. SNAKE	6. SCHELL CREEK, EGAN	7. DEEP CREEK	8. WHITE PINE	9. OQUIRRH	10. ROBERTS CREEK	11. DIAMOND	12. STANSBURY	13. GRANT	14. SPRUCE	15. SPRING	16. PILOT	17. PANAMINT
RATA MADERERA CENICIENTA		317	■	■	■	■	■	■	■	■			■	■		■	■	■	■
CHIPMUNK UINTA		57	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■	■	■		
ARDILLA DE TIERRA DORADA		147	■	■	■	■	■	■	■	■			■		■	■	■	■	
RATILLA DE PRADERA		47	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■	■				
MARMOTA DE VIENTRE AMARILLO		3,000	■	■	■	■	■	■	■	■				■					
TUZA SEPTEN-TRIONAL		102	■	■	■	■		■		■	■		■						
MUSARAÑA VAGABUNDA		7	■	■			■	■	■		■								
MUSARAÑA ACUATICA AMERICANA		14	■	■	■	■	■					■							
RATON SALTADOR OCCIDENTAL		33	■	■							■	■							
PICA		121	■	■	■	■													
ARMIÑO		58		■		■	■												
ARDILLA DE TIERRA DE BELDING		382	■	■	■														
LIEBRE AMERICANA DE COLA BLANCA		2,500	■																

PAUTAS DE EXTINCION de 13 especies de micromamíferos. Se deben a la tendencia de las faunas sobresaturadas de los 17 hábitats montanos de la Great Basin a disminuir hasta el número de especies, más bajo, apropiado para cada una de las cumbres. Las cordilleras montañosas se identifican arriba mediante su nombre y el número que indica su situación en el mapa de la página anterior. Brown cita este caso como un ejemplo de "biogeografía insular no equilibrada", pues "las faunas de mamíferos de las cumbres montanas son verdaderas reliquias y no representan equilibrios entre las tasas de colonización y de extinción". Las casillas coloreadas indican la localización de las especies supervivientes. (Su tamaño relativo se indica por el peso típico de cada especie.)

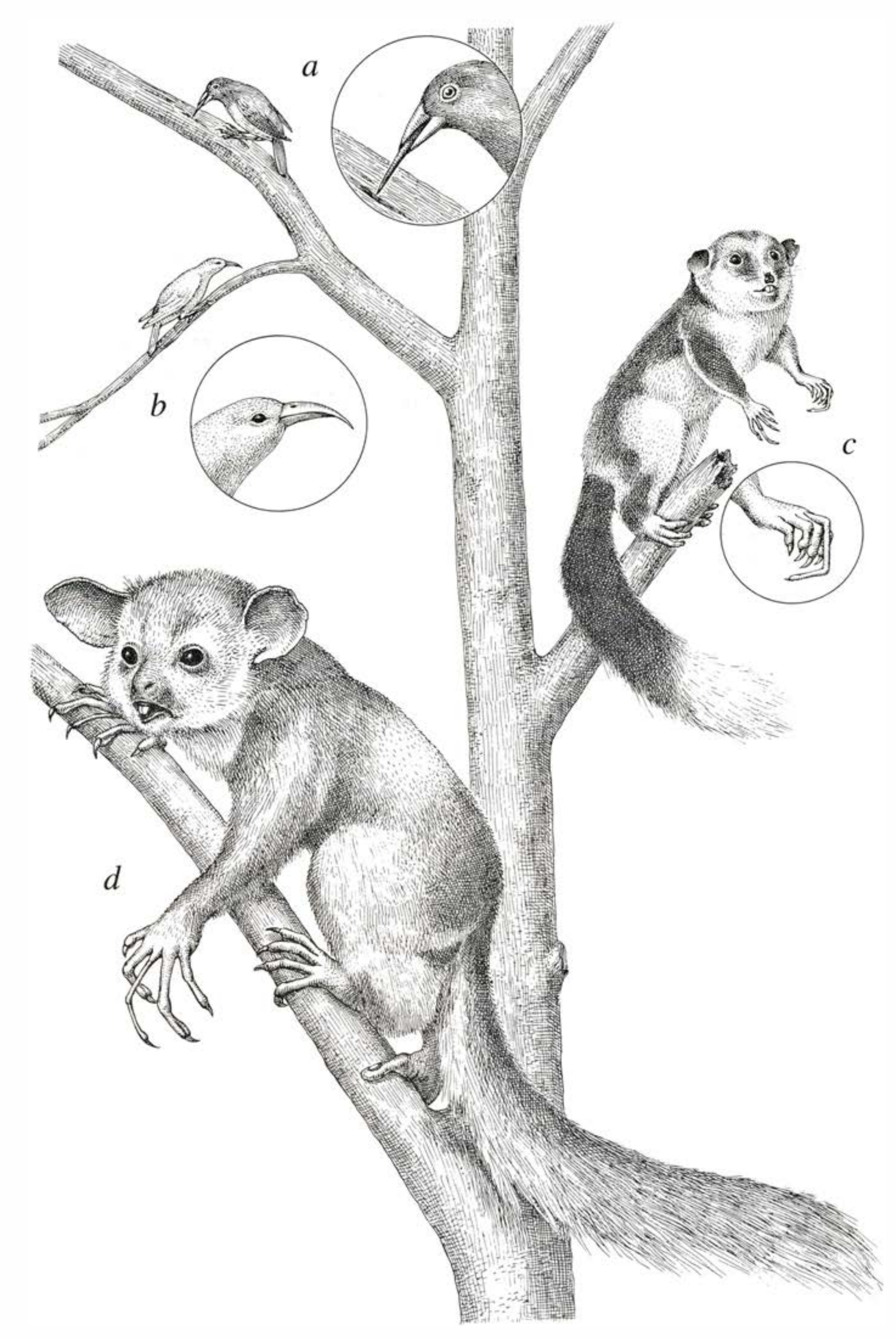


COMPARACION ENTRE LAS PAUTAS de abundancia relativa de varias especies en dos tipos distintos de comunidad ecológica. La serie de gráficas de la izquierda es típica de una comunidad en las primeras etapas de la sucesión, en este caso un campo de cultivo abandonado en el sur de Illinois, que ha sido estudiado por Fakri A. Bazzaz, de la Universidad de Illinois. Las especies vegetales presentes en el campo se contaron en cinco etapas, que van desde un año hasta 40 años después de haber sido abandonado el campo. Las pautas de abundancia relativa observadas se expresan en términos del porcentaje en que cada especie contribuye a la superficie total recubierta por todas las especies de la comunidad según el rango de las especies, ordenadas de la más abundante (*izquierda*) a la menos abundante (*derecha*). Las bandas grises corresponden a hierbas, las blancas a arbustos y las coloreadas a árboles. Como ocurre en la mayoría de estas comunidades, la tendencia general pasa de la dominancia a la diversidad, es decir, de una situación en la que dominan unas cuantas especies a otra en la que existe una amplia distribución (de "clase media") de individuos de muchas especies. La serie de gráficos a la derecha es típica de un ecosistema maduro que ha sufrido una perturbación grave; en este caso se trata de una parcela herbácea experimental en la Rothamsted Experimental Station, en Inglaterra, a la que se ha añadido fertilizante nitrogenado de forma continuada desde 1856. Un análisis efectuado por W. E. Brenchley, K. Warington, R. A. Kempton y R. L. Taylor, de la Rothamsted Station, indica que las pautas de abundancia relativa, medidas a intervalos esporádicos a lo largo de todo un siglo, parecen una secuencia invertida de las primeras etapas de una sucesión normal. Presumiblemente, la perturbación tuvo como efecto distorsionar la organización de esta comunidad de pastos al destacar un factor ecológico a expensas de los demás, lo que condujo a la fuerte dominancia de una especie.

treada vida. A estos efectos hay que añadir la historia de la región: cuanto más viejo y climáticamente estable es el hábitat, más intrincadas son las relaciones interespecíficas generadas por la evolución y, por ello, mayor es el número de especies. En la próxima década estos interrogantes pueden esclarecerse, pero cabe el que las complejidades implícitas en los sistemas no lineales bloqueen todavía el paso a muchos avances empíricos y teóricos.

Pasemos ahora del número total de especies de un sistema ecológico a profundizar en algunos de los modelos detallados de las relaciones interespecíficas. Un modelo de este tipo supone la abundancia relativa de las distintas especies. Una tendencia típica es que las comunidades correspondientes a las primeras etapas de la sucesión, las que sufren perturbaciones frecuentes o las que se hallan en ambientes rigurosos tengan una o dos especies dominantes, a las que pertenecen la mayoría de los individuos presentes. Los estadios posteriores de la sucesión tienden no sólo a tener un número total de especies mayor, sino también a una distribución de individuos en especies más de "clase media", con muchas especies de abundancia aproximadamente igual. Por ejemplo, la ilustración de la página anterior indica las pautas cambiantes de la abundancia relativa de las especies vegetales a medida que tiene lugar la sucesión en un campo abandonado; las características que se indican son típicas de toda sucesión. Una explicación posible es que en las primeras etapas de la sucesión o en un ambiente riguroso, los factores ecológicos importantes para la organización de la comunidad son relativamente pocos (o no superan el efecto del azar a la hora de determinar qué especies colonizan en primer lugar una zona vacía), de manera que las especies con más éxito, o las primeras en llegar, ocupan la mayor parte de los "nichos" disponibles. Por el contrario, en etapas de la sucesión posteriores y más pobladas biológicamente, la influencia recíproca de gran número de factores ecológicos conduce a una distribución comparativamente uniforme, pues el éxito adopta muchas formas.

Si un ecosistema maduro es gravemente perturbado, la distribución de las abundancias relativas tiende a volver al nivel característico de las primeras etapas de la sucesión, dominadas por relativamente pocas especies. Ruth Patrick, de la Academy of Natural Sciences, de Filadelfia, ha demostrado repetidamente este hecho en estudios de comunidades de diatomeas en ríos y lagos sometidos a perturbaciones que van desde el "enriquecimiento" producido por calor de desecho, aguas residuales, exceso de nitrógeno o exceso de fósforo hasta la polución producida por varias sustancias tóxicas. Entre otros ejemplos se cuentan los de las parcelas experimentales de hierba de la Rothamsted Experimental Station, en Inglaterra. Estas parcelas se aislaron a mediados del siglo XIX; se sometió cada una de ellas a un tratamiento específico determinado, como la falta de aplicación o la aplicación excesiva de ciertos fertilizantes. Las tendencias resultantes en la abundancia relativa de las especies de hierba presentes son similares a las que obtuvo Patrick para sus diatomeas, y parecen una secuencia sucesional que se moviera hacia atrás. Una explicación plausible para estas tendencias es que dichas perturbaciones, sean tóxicas o enriquecedoras, distorsionan la organización de la comunidad al acentuar un factor eco-



SUSTITUTOS DE LOS PAJAROS CARPINTEROS, es decir, animales que ocupan el nicho ecológico de los pájaros carpinteros en lugares en los que estas aves faltan, dibujados aquí en un escenario hipotético. Las especies incluyen un pinzón de las Galápagos, que utiliza una espina de cacto para buscar insectos escondidos debajo de la corteza de los árboles (*a*); un ave hawaiana de la familia Drepanídos, con un pico parecido al de los pájaros carpinteros (*b*); un falangero listado de Nueva Guinea (*c*) y el aiai, un primate de Madagascar (*d*). Ambos mamíferos poseen largos dedos que les permiten extraer las larvas de los árboles.

lógico a expensas de todos los demás, lo que provoca la fuerte dominancia del puñado de especies que están mejor adaptadas al factor único.

Característica de la mayoría de comunidades, evidente a ojos vista, es la presencia de muchas más especies de seres pequeños que de especies de individuos grandes. Por ejemplo, hay aproximadamente tantas especies de coleópteros en Gran Bretaña como especies de mamíferos hay en todo el mundo. Para comprender la manera en que están organizados los ecosistemas, se habrá de tener en cuenta estas tendencias respecto al número de especies de organismos en las distintas clases de tamaño.

En una primera aproximación, he hecho una compilación muy provisional del número de especies de animales terrestres en función del tamaño físico (específicamente, de su longitud característica) de los individuos que las componen (*véase la ilustración de esta misma página*). Este ejercicio supone muchas dificultades. Una de ellas es que la sistemática de los pequeños artrópodos y de otros invertebrados se halla, en la mayoría de los casos, en un estado rudimentario. Tal como indica Ernst Mayr, "debemos dar por sentado que una gran parte de la fauna mundial de ácaros seguirá sin muestrear, sin nominar y sin clasificar durante muchas décadas". Esto podría significar fácilmente que las clases de animales de longitud inferior a un centímetro se han evaluado por lo bajo en esta ilustración, por un factor de dos o más. Otra dificultad, que puede explicar la reducción del número de especies de tamaño muy pequeño, es que los conceptos de la taxonomía convencional tienen una validez dudosa una vez se desciende más allá de la clase de tamaño de un milímetro.

Dejando aparte estas advertencias, la tendencia general para los organismos cuyo tamaño varía desde alrededor de un centímetro hasta unos cuantos metros es que a un aumento de tres veces la longitud le corresponde aproximadamente una disminución por diez del número de especies. Parte de la explicación de esta tendencia reside claramente en el hecho de que los animales pequeños pueden subdividir el hábitat más que los mayores; una especie de una pequeña planta puede ser simplemente una más de las muchas que forman la dieta de un herbívoro grande, pero puede proporcionar una gran variedad de nichos distintos en los que pueden coexistir varias especies de pequeños artrópodos.

En una comunidad determinada, las relaciones biológicas entre las especies pueden representarse mediante una red trófica en la que las uniones entre los pares de especies señalan cuál se come a cuál. De manera más abstracta, estas redes trazan las rutas, o cadenas tróficas, a través de las cuales fluye la energía en el ecosistema. En una primera aproximación muy simple, las redes tróficas pueden estar organizadas en una jerarquía de "niveles tróficos", desde los productores primarios (las plantas verdes) hasta varias categorías de carnívoros, pasando por los herbívoros. En la red trófica hipotética de la página que inicia el artículo, pueden identificarse de modo aproximado cuatro niveles tróficos, aunque aquí, como en la mayoría de redes tróficas reales, algunas relaciones no correspondan exactamente al esquema de clasificación.

La red trófica que se representa en este ejemplo es típica de los sistemas ecológicos en el mundo real, donde las cadenas tróficas son típicamente cortas y raramente constan de más de cuatro o cinco niveles tróficos. Destacando este punto, Stuart Pimm, de la Universidad Técnica de Texas, ha analizado datos reunidos por Joel Cohen, de la Universidad Rockefeller, para 19 redes tróficas, que incluyen ejemplos terrestres, dulceacuícolas y marinos. Estas redes contienen un total de 102 depredadores del último nivel (animales que están libres de la depredación). Pimm y Cohen han trazado, de manera independiente, todas las cadenas tróficas que conectan a estos superdepredadores con las especies de la base (plantas, detritos o artrópodos que caen en los sistemas dulceacuícolas). El número medio de niveles tróficos es, de forma bastante constante, de alrededor de tres; únicamente para uno de los 102 superdepredadores pudo encontrarse una cadena trófica de más de seis especies (cinco eslabones).

Estas pautas regulares en el número de niveles tróficos contrastan fuertemente con la gran variabilidad en la cantidad de energía que fluye a través de los distintos sistemas ecológicos. La producción primaria varía más allá de tres o cuatro órdenes de magnitud en los ecosistemas terrestres y acuáticos, y la productividad de las poblaciones de peces y de animales terrestres varía más allá de cinco o más órdenes de magnitud. Existen otras variabilidades en la eficiencia de la transferencia de energía de un nivel al siguiente, y estas eficiencias son típicamente mucho más bajas para los animales de sangre caliente que para los de sangre fría.

EL PREDOMINIO DE LOS ANIMALES PEQUEÑOS sobre los grandes es evidente en esta compilación aproximada del número de especies de los animales terrestres en función de la longitud corporal característica de los individuos que las componen. Excepción hecha de las especies de longitud inferior a un centímetro, que presentan problemas de clasificación, la tendencia general (*línea de trazos*) es que un aumento de tres veces en la longitud corresponde aproximadamente a una disminución de diez veces en el número de especies. En la ilustración se muestran algunos animales representativos, dibujados todos a la misma escala.

La explicación convencional del pequeño número de niveles tróficos es que están determinados por el flujo de energía; si sólo el 10 por ciento de la energía que entra en un nivel se transfiere efectivamente al nivel inmediatamente superior a éste, el número de niveles está claramente limitado.

No obstante como han observado recientemente Pimm y John Lawton, de la Universidad de York, esta explicación difícilmente se reconcilia con la observación de que el número de niveles tróficos es esencialmente independiente de las enormes variaciones en la cantidad del flujo de energía y en las eficiencias de las transferencias. Según palabras de Pimm y de Lawton, "las cadenas tróficas no son apreciablemente más cortas en los desolados ecosistemas terrestres árticos y antárticos que en una sabana tropical productiva o en las comunidades de peces de un arrecife de coral tropical".

Pimm y Lawton sugieren, alternativamente, que la explicación puede hallarse en la dinámica de las distintas poblaciones de la comunidad. Argumentan, con la ayuda de modelos matemáticos, que las cadenas tróficas largas pueden ocasionar fluctuaciones tan graves de la población, que resulte difícil que los superdepredadores persistan. Esta hipótesis no está exenta de crítica, debido a que deriva de suposiciones muy especiales sobre la dinámica de la comunidad. (Y a propósito, esta idea es representativa de varios estudios recientes que intentan comprender la estructura de los sistemas ecológicos en términos de las propiedades dinámicas de las especies que interactúan.) Otro ejemplo es el conjunto de estudios que intentan dilucidar la relación entre la estabilidad de un ecosistema (su capacidad de resistir las perturbaciones) y la complejidad de la estructura de sus redes tróficas (el número de especies y el número de conexiones entre las mismas).

El tema principal de este artículo se refleja perfectamente en la discusión sobre la longitud de las cadenas tróficas. Aquí, como en todas partes, los modelos empíricos son importantes, extensos y están ampliamente documentados, pero carecen de una explicación convincente. Lo mismo ocurre con respecto a las pautas que pueden percibirse en el número total de especies, en su abundancia relativa y en la distribución de especies por clases de tamaño; en lugar de explicaciones fundamentales existen únicamente listas de posibilidades por explorar. La tarea de comprender cómo funcionan los sistemas ecológicos se halla a mitad de camino en su proceso de sucesión.

La evolución del comportamiento

Aquí una de las cuestiones clave se refiere al altruismo: ¿Cómo es que la selección natural puede favorecer pautas de comportamiento que aparentemente no favorecen la supervivencia del individuo?

John Maynard Smith

La mayoría de especies de gaviotas señalan el apaciguamiento en la lucha volviendo bruscamente la cabeza ante su oponente. Esta exhibición, claramente identificable, se denomina amilanamiento de cabeza. Las gaviotas jóvenes no señalan de este modo: si se ven amenazadas, corren a esconderse. Pero hay una especie que constituye la excepción a la regla entre gaviotas. Los pollos de la gaviota tridáctila, especie que anida en salidizos, emplean la exhibición de amilanamiento de cabeza cuando están asustados. Su comportamiento anómalo es el resultado de la interacción entre las pautas de comportamiento congénito y las fuerzas ambientales. A diferencia de las otras especies de gaviotas, que viven en las playas, la gaviota tridáctila se posa en minúsculos rebordes de farallones a pico, donde no hay refugios a los que los pollos puedan recurrir en situación de peligro. La gaviota tridáctila es una especie que ha respondido a las presiones ambientales mediante la aceleración del desarrollo de la pauta motora patrón de las gaviotas adultas.

Esta explicación refleja un cambio importante en la comprensión del comportamiento animal. Antaño se creyó que el comportamiento animal consistía en respuestas simples, unas innatas y otras aprendidas, a los estímulos que se recibían. Se suponía que el comportamiento complejo, en el caso de que se tomase en consideración, era el resultado de estímulos asimismo complejos. Sin embargo, durante los últimos 60 años, un grupo de etólogos, entre los que hay que destacar a Konrad Z. Lorenz, Nikolaas Tinbergen y Karl von Frisch, ha establecido una nueva perspectiva del comportamiento animal. Estos etólogos han demostrado que el cerebro animal posee determinadas competencias específicas, es decir, que los animales tienen una capacidad congénita de llevar a cabo actos complejos en respuesta a estímulos simples.

El descubrimiento de que algunas pautas de comportamiento se heredan, supuso una contribución importante al estudio de la evolución. Las respuestas determinadas genéticamente deben estar sujetas a las presiones de la selección natural. Así pues, el comportamiento innato debe evolucionar. Los etólogos pudieron demostrar la forma en que una pauta motora empleada en un contexto no comunicatorio, como el comer, puede evolucionar hasta originar una forma ritualizada que se emplea como señal en el galanteo, por ejemplo. Podía buscarse el origen de la diferenciación de las pautas de comportamiento innato, como en el caso de la gaviota tridáctila, en las presiones de selección originadas por el ambiente.

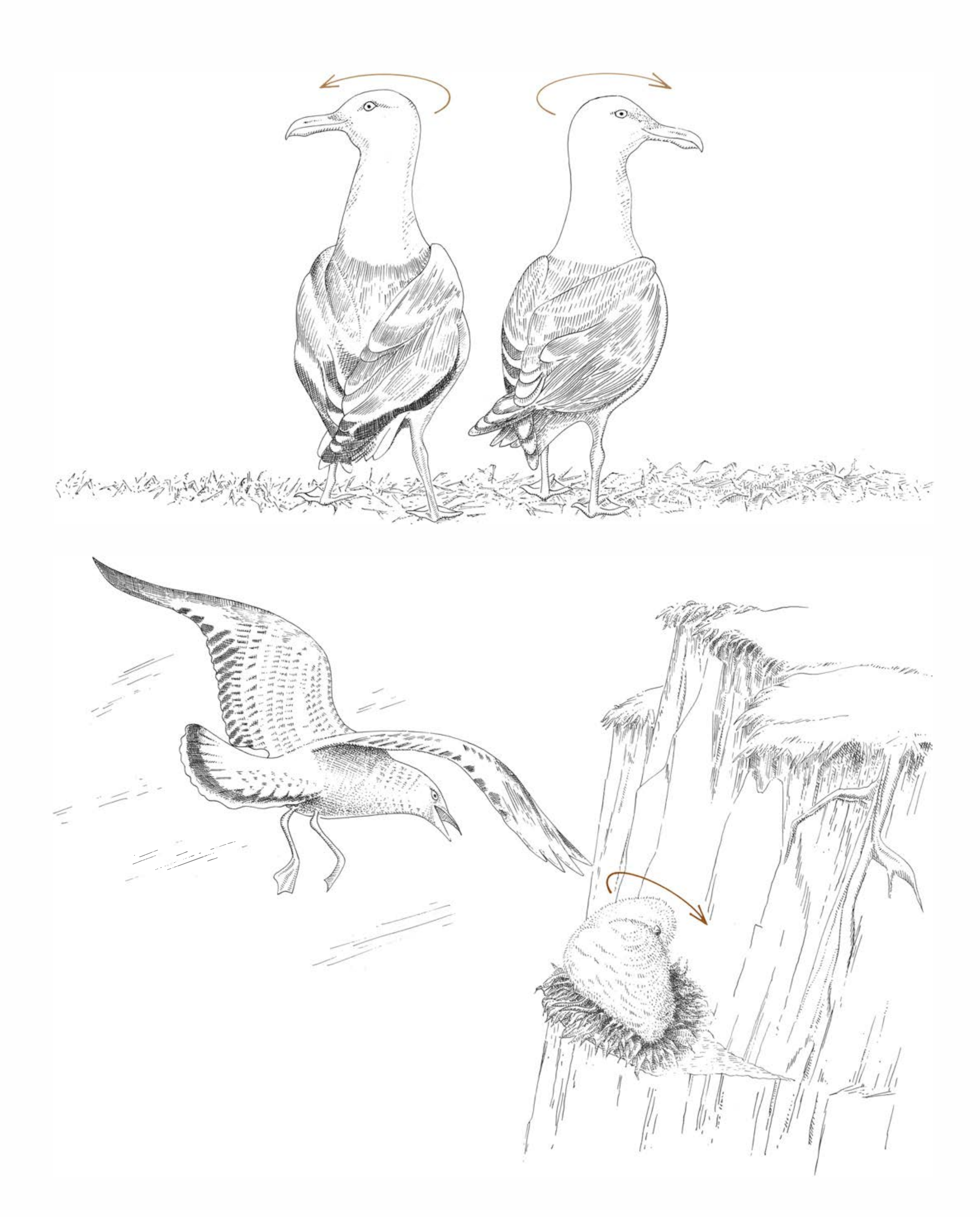
El concepto de la evolución del comportamiento solucionó algunos problemas y planteó otros nuevos. Desde la época de Darwin se han utilizado las estructuras morfológicas para identificar las relaciones filogenéticas. Por ejemplo, la semejanza entre el brazo de un hombre y el ala de un murciélago se considera una prueba de su origen común. Lorenz señaló que las semejanzas en las pautas de comportamiento pueden servir asimismo para reconstruir la historia evolutiva.

Pero no siempre resulta evidente la forma en que determinados tipos de comportamiento innato evolucionaron a través de la selección natural. En su forma moderna, la interpretación darwiniana de la evolución afirma que: (1) la evolución consiste en cambios en la frecuencia de la aparición de distintos genes en las poblaciones, y (2) la frecuencia de la aparición de un gen determinado sólo puede aumentar si el gen aumenta la "eficacia darwiniana" (el número esperado de descendientes supervivientes) de sus poseedores. Existen muchos casos de pautas de comportamiento animal que no parecen contribuir a la supervivencia del individuo que exhibe este comportamiento. El ejemplo clásico es el comportamiento de la abeja obrera: este insecto pica a un intruso y, al hacerlo, se mata en defensa de la colmena. El problema es evidente: ¿Cómo puede establecerse un gen que haga más probable el suicidio?

El interés por este y otros tipos de comportamiento aparentemente anómalo condujo al desarrollo de una nueva fase en el estudio de la evolución del comportamiento: un maridaje entre la etología y la genética de poblaciones. Desde esta perspectiva ha sido posible explicar la manera como opera la selección natural para producir la evolución de muchos de los ejemplos más sorprendentes de comportamiento animal. En este artículo comentaré el progreso que se ha hecho en la comprensión de la evolución de dos tipos importantes de comportamiento: el comportamiento cooperativo o altruista, como el de la abeja obrera, y el comportamiento ritualizado en las contiendas animales. Empezaré por el primer tipo de comportamiento, uno de los problemas iniciales a los que la nueva disciplina se aplicó con éxito.

Durante largo tiempo muchos biólogos, en particular aquellos no versados en genética, explicaban la evolución de comportamientos como el altruismo de la abeja obrera diciendo que ese tipo de conducta contribuía al "bien de la especie". Una pauta de comportamiento que fomente la supervivencia de una especie, creían, sería favorecida por la selección natural aun cuando redujera la eficacia darwiniana del individuo que la exhibía. Esta explicación supone un problema evidente: si un gen aumenta la eficacia de un individuo, se establecerá en una especie aunque reduzca la supervivencia a largo plazo de la especie.

Darwin, y más tarde los fundadores de la genética de poblaciones, R. A. Fisher, Sewall Wright y J. B. S. Haldane, eran conscientes del problema e incluso rondaron su solución. Sin embargo, la interpretación actual de la evolución del comportamiento altruista se debe a la labor de W. D. Hamilton, del Imperial College of



DIFERENCIACION en las pautas de comportamiento innato. Resulta de varias presiones de selección que surgen del ambiente. Por ejemplo, las gaviotas adultas señalan el apaciguamiento en la lucha con una exhibición ritualizada, el amilanamiento de cabeza, que consiste en volver bruscamente la cabeza lejos de su oponente (*arriba*). La mayoría de gaviotas jóvenes no recurren a esta exhibición; si se ven amenazadas corren a esconderse. Sin embargo, los pollos de una especie, la gaviota tridáctila, que anida en salidizos, exhiben amilanamiento de cabeza cuando son amenazados (*abajo*). A diferencia de otras especies de gaviotas, que viven en las playas, la gaviota tridáctila vive sobre estrechos rebordes de farallones a pico donde no hay refugio al que los pollos puedan recurrir. El desarrollo temprano de la pauta de comportamiento del así llamado amilanamiento de cabeza contribuye a la supervivencia de las gaviotas.

Science and Technology, de Londres. Hamilton presentó su tesis en dos trabajos publicados en 1964. Para comprender la tesis de Hamilton, considérese el hecho de que un padre puede arriesgar su vida en defensa de su progenie, por ejemplo fingiendo estar herido para distraer a un depredador. De esta manera el padre puede aumentar su propia eficacia darwiniana. Aunque es posible que tanto el progenitor como la prole mueran, es más probable que padre e hijos sobrevivan. En este último caso, la eficacia darwiniana del progenitor será mayor después del acto altruista de lo que habría sido si el padre hubiera dejado a su prole a merced del depredador. Los genes asociados al acto altruista (en este caso el fingimiento de una herida) pueden hallarse presentes en la descendencia, de modo que su frecuencia puede aumentar. De ahí que la selección natural favorezca el altruismo paterno, es decir, a través del altruismo paterno se establece el comportamiento característico del progenitor en las futuras generaciones. Hamilton estaba convencido de que este análisis del altruismo paterno resultaba válido también para explicar aquellos actos que aumentan las probabilidades de supervivencia de parientes que no sean los hijos, verbigracia, los hermanos o incluso los primos. Precisamente esta intuición básica fue la clave para comprender la evolución de una extensa gama de comportamientos animales.

Considérense dos individuos, un "donante" y un "receptor". El donante realiza un acto que mengua su propia eficacia darwiniana, es decir, el número esperado de sus descendientes supervivientes, mediante un coste C, pero aumenta la eficacia del receptor mediante un beneficio B. Supóngase que existe un par de genes alelos, o alternativos, A y a, y que la presencia de A hace más probable que un individuo realice el acto. Hamilton demostró que el cambio en la frecuencia del gen A en la población después del acto depende del coeficiente de parentesco r entre el donante y el receptor, es decir, de la fracción media de genes de origen común en los individuos con el parentesco genético del donante y el receptor. Más exactamente, demostró que (con determinadas aproximaciones) la frecuencia del gen A aumentará debido al acto del donante si el coeficiente de parentesco r es mayor que C/B.

Por ejemplo, si un individuo tiene dos dotaciones de genes, una procedente de un padre con dos dotaciones y otra procedente de una madre con dos dotaciones, la probabilidad media de que un determinado gen del individuo esté presente en un hermano completo *(sibling)* es de $1/2$ (*véase la ilustración de esta página*). De aquí que el coeficiente de parentesco entre el individuo y su hermano completo sea de $1/2$. Por tanto, según la teoría de Hamilton, si un gen del individuo en cuestión hace que éste sacrifique su vida para salvar la vida de más de dos hermanos, entonces el número de réplicas del gen presentes después de hacer el sacrificio es mayor de lo que sería en el caso de no haberse efectuado el sacrificio. El sacrificio es selectivamente ventajoso. (En este caso, el coste C es igual a 1 y el beneficio B es igual o superior a 2, de modo que el coeficiente de parentesco $1/2$ será, efectivamente, superior a C/B.)

La teoría de Hamilton prevé que el comportamiento altruista y cooperativo se encontrará con más frecuencia en interacciones de individuos emparentados que en interacciones de individuos no emparentados. La observación confirma esta predicción. De hecho, tal como señala Hamilton, el mayor grado de cooperación lo exhiben las colonias de células genéticamente idénticas, como las células que constituyen el cuerpo humano. Es importante señalar que estos conceptos son válidos para organismos incapaces de reconocer grados de parentesco. En las especies que suelen vivir en grupos familiares, un gen que determine que un individuo actúe de forma altruista para con los miembros de su comunidad aumentará su frecuencia aunque los individuos que lo porten no puedan reconocer a los miembros de la familia. Las señales advertidoras que emi-

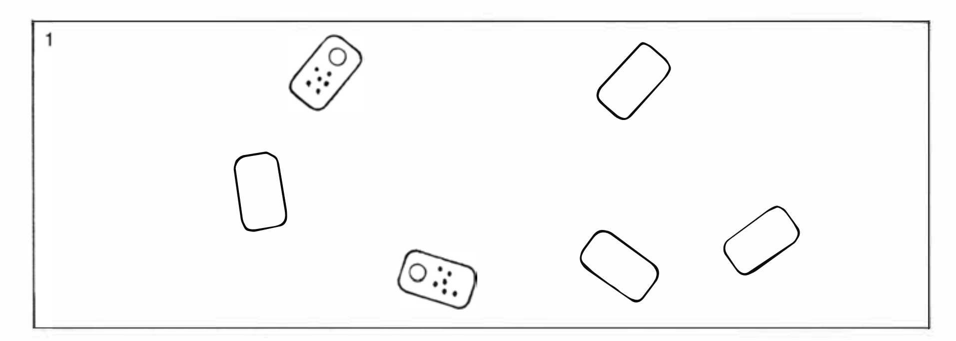
LOS ACTOS ALTRUISTAS no parecen contribuir a la supervivencia de los animales que los llevan a cabo, pero puede comprenderse su evolución al examinar el parentesco genético entre el que realiza el acto y el beneficiario del mismo. El parentesco genético entre dos individuos puede expresarse mediante un coeficiente de parentesco que se define como la fracción media de genes compartidos por los individuos, es decir, de genes de origen común. Por ejemplo, esta figura muestra a dos padres, cada uno de ellos con dos dotaciones de cuatro genes, y dos hijos: "Ego" y un hermano completo (*sibling*), "Her". Los cuatro pares de alelos (formas alternativas del mismo gen) de cada individuo se representan mediante cuatro formas distintas. El color de los genes de los hijos indica la manera en que los alelos paternos se han reordenado. Tanto Ego como Her tienen dos dotaciones de genes heredados, una procedente de la madre y otra del padre, de modo que por término medio existe una probabilidad de 1/2 de que un gen presente en Ego se encuentre también en Her. Así pues, el coeficiente de parentesco entre los dos hermanos es de 1/2. La teoría evolutiva moderna indica que la evolución consiste en cambios en la frecuencia de aparición de los distintos genes en una población, y que un gen sólo puede aumentar su frecuencia si éste aumenta la eficacia darwiniana, es decir, el número esperado de hijos supervivientes, de su portador. W. D. Hamilton, del Imperial College of Science and Technology, de Londres, demostró que (con ciertas aproximaciones) el gen asociado con un acto altruista aumentará en frecuencia debido a este acto sólo en el caso de que el coeficiente de parentesco entre el individuo que realiza el acto y el beneficiario del mismo sea superior a *C/B*, siendo *C* el coste (en eficacia darwiniana) del acto para el que lo realiza y *B* el beneficio del acto para el sujeto que lo recibe.

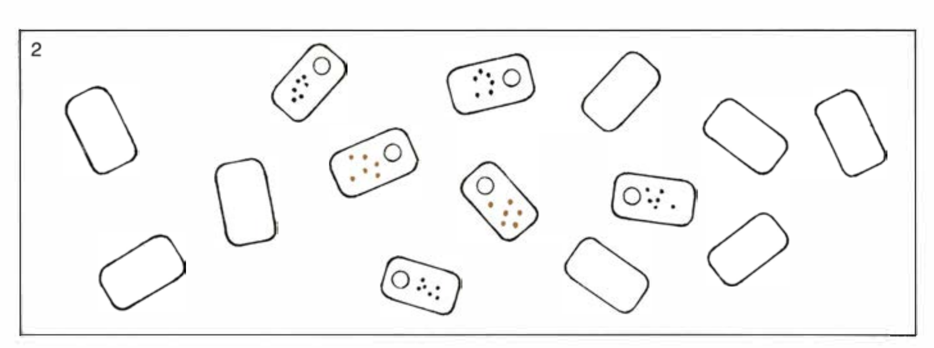
ten aves y mamíferos (como el tamborileo del suelo que hace un conejo con sus patas posteriores) ilustran este tipo de comportamiento altruista.

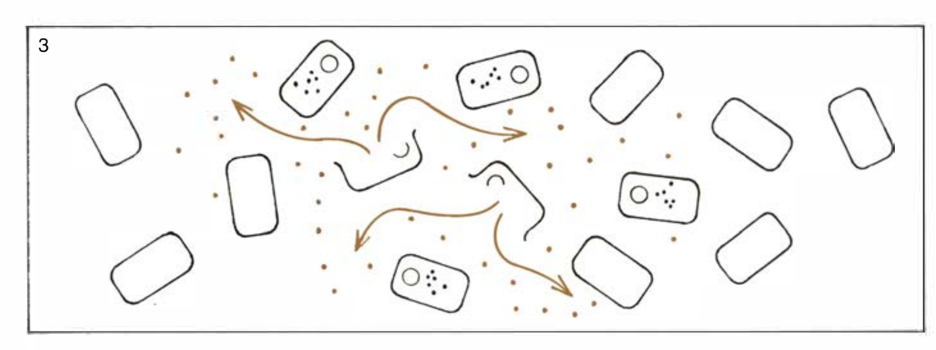
Uno de los mejores ejemplos del mismo tipo de altruismo es el comportamiento de ciertas partículas autorreplicantes, parecidas a los virus, denominadas plásmidos; éstos viven parásitos en bacterias. De vez en cuando, el plásmido fabrica una toxina que mata a la bacteria patrón y probablemente también al plásmido. Cuando el patrón muere, se libera la toxina, pero únicamente mata aquellas bacterias vecinas que no albergan plásmidos. Las bacterias con plásmidos no sufren daño porque cada plásmido fabrica también una proteína de inmunidad que lo protege contra la toxina de los demás plásmidos. Por tanto, al matar a las bacterias que compiten, el gen suicida productor de toxina contribuye a la supervivencia de aquellas bacterias que portan sus duplicados genéticos. Esta interpretación se basa en el hecho de que los plásmidos tienden a producir la toxina cuando las bacterias son muy numerosas y compiten.

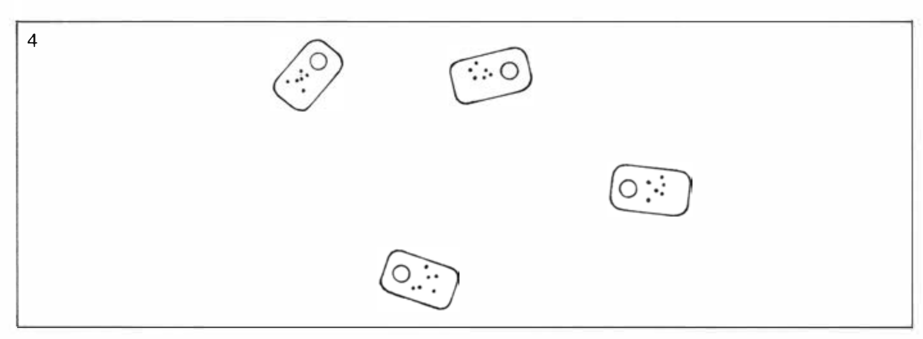
La demostración más inesperada de la solidez de la teoría de Hamilton fue su utilidad a la hora de explicar la evolución de los insectos sociales. Estos insectos viven en un orden social avanzado que se caracteriza por la cooperación, la especialización en castas y el altruismo de los miembros integrantes. Los insectos enteramente sociales (los que poseen a la vez las tres características sociales citadas) presentan una división reproductora del trabajo, con individuos más o menos estériles (obreras) que trabajan en provecho de los individuos fecundos (reinas). Con la única excepción de los termes, todas las especies de insectos enteramente sociales pertenecen al orden Himenópteros. El orden abarca asimismo muchas especies no sociales; y lo sorprendente del caso es que la sociabilidad se ha originado en varias ocasiones distintas en hormigas, avispas y abejas. Hamilton pudo encontrar el origen de la predisposición a la sociabilidad en una característica particular del sistema genético de este orden de insectos.

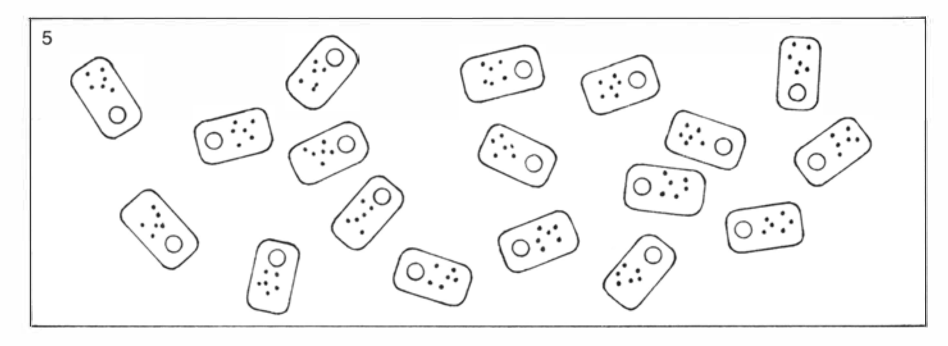
En los Himenópteros, las hembras se desarrollan a partir de huevos fertilizados; por tanto, son diploides, es decir, poseen dos dotaciones de cromosomas. Los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados y, por ello, son haploides: poseen una dotación única de cromosomas. En una población en la que ambos sexos son diploides, como la que se ha descrito más arriba, el coeficiente de parentesco, es decir, la fracción media de genes compartidos entre una madre y una hija, es el mismo que el coeficiente de pa-











UN TIPO DE ALTRUISMO es el que exhibe una partícula autorreplicante parecida a un virus llamada plásmido (*círculos*), que vive como parásito en una bacteria (*1*). Cada plásmido fabrica una proteína de inmunidad (*puntos negros*). Cuando las bacterias son demasiado numerosas, algunos plásmidos fabrican colicina (*puntos de color*), toxina que mata a las bacterias patrón y seguramente a los propios plásmidos (*2*). Cuando las bacterias patrón mueren liberan colicina (*3*), matando así a todas las bacterias próximas que no contienen la proteína de inmunidad y dejando sólo aquellas bacterias que son hospedadoras de plásmidos (*4*). Los plásmidos que produjeron la colicina son destruidos, pero sus réplicas genéticas pueden multiplicarse sin competencia (*5*). Como demuestra este ejemplo, la selección basada en el parentesco genético opera incluso en el caso de que los individuos no puedan reconocer grados de parentesco. (Ilustración de Adolph E. Brotman.)

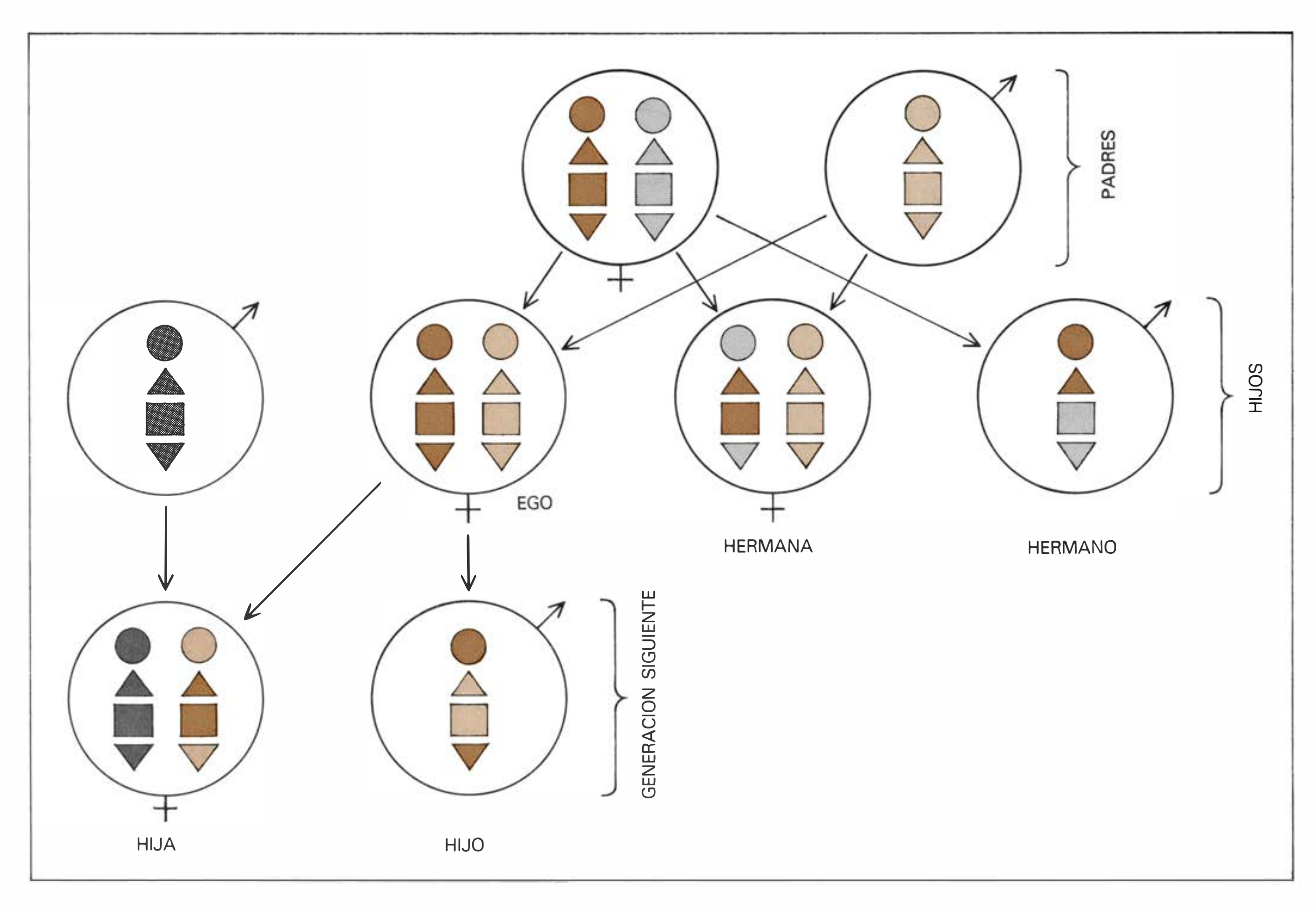
rentesco entre dos hermanos completos cualesquiera: en ambos casos, r es igual a 1/2. Como resultado de la haplodiploidía de los Himenópteros, sin embargo, una hembra tiene más genes en común con sus hermanas completas que con sus propias hijas. Cada hembra recibe la mitad de sus genes de su padre haploide y la otra mitad de su madre diploide.

Las hermanas comparten todos los genes que reciben de su padre (porque éste sólo posee una dotación) y, por término medio, la mitad de los genes que reciben de su madre (porque ésta posee dos dotaciones). De ahí que el coeficiente de parentesco entre una madre y una hija siga siendo de 1/2, pero que el coeficiente de parentesco entre las hermanas completas sea de $(1/2) \times (1)+(1/2) \times (1/2)$, que equivale a 3/4 *(véase la ilustración de esta página)*.

Para comprender el sentido de estos números, considérese una especie en la que la hembra construya y aprovisione una celdilla de anidamiento para cada uno de sus huevos y continúe poniendo huevos después de que su primera hija haya alcanzado la madurez. Todos los insectos verdaderamente sociales presentan una superposición de este tipo. Los coeficientes de parentesco indican que, si no varían otros factores, la hija hará más para perpetuar sus genes si en lugar de abandonar a su madre y aprovisionar las celdillas de anidamiento que contienen a sus propias hijas permanece junto a su madre y aprovisiona las celdillas que contienen a sus hermanas. De este modo, la constitución genética de los Himenópteros los predispone al desarrollo de un sistema social en el que las obreras estériles cuidan de sus hermanos completos.

Todavía se está discutiendo otra peculiaridad de esta argumentación. Para una hembra de himenóptero el coeficiente de parentesco con un hijo es de 1/2 y de 1/4 con un hermano. De ahí que, aunque tendría que criar hermanas con preferencia a hijas, en teoría debería criar hijos con preferencia a hermanos. Hamilton señala que, efectivamente, en muchas especies sociales las obreras ponen huevos no fertilizados y crían a estos hijos antes que a sus hermanos.

Robert L. Trivers y H. Hare, de la Universidad de Harvard, han ido todavía más allá. Si una hembra de himenóptero no puede distinguir entre huevos macho y huevos hembra, está obligada a repartir por igual su tiempo entre machos y hembras. Por tanto, obtendrá tanto criando a sus propios descendientes (r es igual a 1/2 para los hijos y r es igual a 1/2 para las hijas) como a sus hermanos completos (r vale 1/4 para los hermanos y 3/4 para las hermanas). Trivers y Hare señalan que, en los casos en que las obreras puedan distinguir el sexo de las larvas que



LAS ESPECIES DE INSECTOS completamente sociales están caracterizadas por la cooperación, la especialización en castas y el altruismo individual. Con la excepción de los termes, todas ellas pertenecen al orden Himenópteros. Hamilton analizó la evolución frecuente del comportamiento social en estos insectos examinando la estructura genética del orden: las hembras se desarrollan a partir de huevos fertilizados y tienen dos dotaciones de cromosomas, pero los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados y tienen una única dotación cromosómica. Considérese la hembra Ego que se muestra en esta figura. Cualquier hembra hereda dos dotaciones de genes: una procedente de la madre, con dos dotaciones, y otra procedente del padre, con una dotación. De modo que el coeficiente de parentesco (fracción media de genes compartidos) entre Ego y una hermana completa es de $(1/2) \times (1/2) + (1/2) \times (1)$, o sea, 3/4, pero el coeficiente de parentesco entre Ego y una hija será de 1/2. Ego tiene más genes en común con su hermana que con su hija. Si la madre de Ego continúa aprovisionando las celdillas para huevos una vez Ego haya alcanzado la madurez (los insectos sociales exhiben una superposición reproductora de este tipo), Ego hará más para perpetuar sus genes si ayuda a aprovisionar las celdillas que contienen a sus hermanas que si aprovisiona las que contienen a sus hijas. La constitución genética de los Himenópteros les predispone a desarrollar sistemas sociales en los que las obreras estériles cuidan de sus hermanos.

están criando, deberían criar un exceso de hembras (r igual a 3/4 para las hermanas) sobre los machos (r igual a 1/4 para los hermanos).

De hecho, estos autores demuestran que si la proporción sexual entre los miembros reproductores de la colonia está determinada por los genes de las obreras, habría alrededor de tres hembras por cada macho, mientras que si está determinada por los genes de la reina habría aproximadamente una hembra por cada macho. Análisis efectuados a partir de datos sobre hormigas muestran efectivamente un exceso de inversión en la biomasa de las hembras, en una proporción de alrededor de tres a uno. Puede deducirse, pues, que la proporción sexual en las hormigas está controlada por las obreras y no por la reina. Con esta proporción sexual desviada, las hormigas obreras cuidarán de sus hermanos, machos y hembras, con preferencia a su propia descendencia.

En los últimos años las teorías de Hamilton se han venido aplicando de manera creciente al estudio de la vida social de los animales superiores, en particular de las aves y los mamíferos. Una de tales aplicaciones se refiere a las numerosas especies de primates que viven en grupos constituidos por varios machos adultos, varias hembras adultas y sus crías. Resulta cada vez más claro que, en estas especies, los jóvenes de un sexo, por lo general los machos, abandonan su banda natal cuando alcanzan la madurez sexual y se incorporan a otra banda para reproducirse. Craig Packer, de la Universidad de Sussex, encontró esta pauta de comportamiento en su estudio de tres bandas de papiones perrunos *(Papio anubis)* en la Reserva Nacional de Gombe, Tanzania. De las 41 transferencias entre las bandas observadas a lo largo de un período de seis años, 39 fueron realizadas por machos; todos los machos que alcanzaron la madurez durante este período abandonaron su banda natal.

Según parece, los machos jóvenes abandonan la banda porque las hembras de ésta rehúsan aparearse con ellos y porque los machos se sienten atraídos por hembras no conocidas. Este comportamiento parece ser selectivamente ventajoso, porque un macho y una hembra nacidos en la misma banda suelen ser parientes próximos, de modo que se produciría una descendencia endógama de escasa eficacia. Sin embargo, para los fines de la presente discusión, el aspecto más interesante de esta pauta de comportamiento no se refiere a sus causas genéticas, sino a sus efectos genéticos, es decir, a sus consecuencias en las relaciones de parentesco genético en el interior de la banda.

Supóngase que una población contiene una pequeña fracción p de "mutantes" de comportamiento que adoptan la estrategia J, y que el resto de la población, q, adopta la estrategia I. Si la eficacia darwiniana total (el número esperado de descendientes supervivientes) de los miembros de la población antes de una serie de combates es C, después de los combates resultará que

$$W(I) = C + qE(I,I) + pE(I,J) \text{ y}$$
$$W(J) = C + qE(J,I) + pE(J,J),$$

siendo $E(I,J)$ el pago (cambio en la eficacia) esperado para un individuo que emplea la estrategia I en una contienda con un individuo que emplea la estrategia J, $W(I)$ es la eficacia aumentada total adquirida al emplear la estrategia I, etcétera.
Si I es una estrategia evolutiva estable, entonces $W(I) > W(J)$ para cualquier estrategia mutante J. En este caso se cumple que

$$E(I,I) > E(J,I) \text{ o bien que}$$
$$E(I,I) = E(J,I) \text{ y } E(I,J) > E(J,J),$$

MODELOS DE LA TEORIA DE JUEGOS, que ayudan a explicar el empleo de reglas convencionales en los combates animales, otro tipo de comportamiento que no parece propiciar la supervivencia del individuo que lo exhibe. Para cada uno de estos modelos se ha intentado obtener una estrategia evolutiva estable, es decir, una estrategia que confiera la mayor eficacia reproductora a los animales que la adopten. Esta ilustración muestra los requerimientos matemáticos para que una estrategia sea evolutivamente estable. De manera más general, una estrategia evolutivamente estable puede definirse como una estrategia con la propiedad de que si todos los miembros de una población la adoptan, ninguna estrategia mutante puede invadir la población. Se supone que los miembros de la población modelo se enzarzan en combates en parejas al azar y que, en consecuencia, cada individuo se reproduce en proporción al pago (cambio en la eficacia darwiniana) que ha acumulado. Muchos tipos de lucha convencional son estrategias evolutivamente estables.

Como resultado de las transferencias, las hembras de una banda de papiones perrunos estarán estrechamente emparentadas, pero, por regla general, no lo estarán los machos reproductores adultos. En las bandas de chimpancés, en las que los machos forman la base permanente de la banda y son las hembras las que se trasladan, la situación se invierte. Según la tesis de Hamilton, puede esperarse una fuerte cooperación entre los papiones hembra y los chimpancés macho, pero no entre los papiones macho o entre los chimpancés hembra. La validez de esta predicción es todavía objeto de controversia, aunque espero que el tiempo la corrobore.

A pesar de la falta de parentesco genético de los papiones macho, éstos exhiben un tipo de comportamiento cooperativo. Cuando los papiones se hallan enzarzados en algún tipo de combate, uno de ellos puede conseguir la ayuda de un tercer papión. El papión solicitante pide ayuda mediante una señal fácilmente reconocible, que consiste en volver repetidamente la cabeza adelante y atrás entre sus oponentes y su aliado en potencia. Packer registró 140 casos de este tipo de comportamiento. En veinte de ellos un macho A solicitaba la ayuda de otro macho B para apoderarse de una hembra en estro que copulaba con un tercer macho C. En seis ocasiones el intento tuvo éxito, y cada vez fue el macho solicitante A el que obtuvo la hembra. No parece que la eficacia del macho aliado B aumente mediante este comportamiento, de modo que la pregunta inmediata que uno se plantea es: ¿Qué obtiene B a cambio de sus servicios?

La explicación más convincente de la evolución de este tipo de comportamiento altruista entre individuos no emparentados se encuentra en la teoría del altruismo recíproco, avanzada por Trivers. Según la hipótesis de Trivers, el macho B, al ayudar al macho A (sin sufrir un gran riesgo personal), obtiene la seguridad de que, en una ocasión futura, A lo ayudará a su vez. De manera que el macho B está, muy probablemente, aumentando su propia eficacia darwiniana, y el gen que origina este tipo de comportamiento altruista aumentará, a buen seguro, en frecuencia.

Una dificultad que tiene esta explicación es que no parece existir defensa alguna frente al hecho de hacer trampas. ¿Qué le impide al macho A aceptar la ayuda pero negarse después a devolver el favor? La respuesta puede ser que las pautas de comportamiento de los papiones han evolucionado de manera que los animales sólo ayudan a aquellos individuos que reciprocan. En este caso no sale a cuenta engañar. La hipótesis implica obviamente que los individuos pueden reconocer a otros individuos y recordar su comportamiento pasado, y es bastante razonable suponer que los papiones poseen esta capacidad. Los datos de Packer apoyan ciertamente esa suposición. Este autor encontró que los papiones macho que respondían con más frecuencia a las demandas de ayuda recibían asimismo auxilio con mayor frecuencia, y que los machos tendían a solicitar la ayuda de determinados compañeros que, a su vez, solicitaban su auxilio.

En los últimos años me he interesado particularmente por la evolución de un tipo de comportamiento animal ritualizado: el empleo de reglas convencionales en los combates animales. Los animales enzarzados en un combate por algún re-

curso valioso (como la pareja, el territorio o la posición en una jerarquía) no siempre utilizan las armas de que disponen de la manera más eficaz. En lugar de ello pueden actuar según determinadas reglas convencionales (empleando exhibiciones de amenaza, evitando atacar al contrario en una posición vulnerable, etcétera), practicando con frecuencia un tipo de contienda limitada que evita las heridas graves. Por ejemplo, cuando los cangrejos violinistas macho luchan por la posesión de una madriguera utilizan, a modo de arma, una pinza poderosa y grande. Aunque esta pinza es suficientemente fuerte para aplastar el abdomen del contrario, no se sabe de ningún cangrejo que dañe a otro en una lucha de este tipo. (Sería erróneo deducir de este ejemplo que los animales nunca se dañan en las luchas intraespecíficas o que los animales jamás luchan hasta la muerte. No obstante, el comportamiento convencional es lo bastante común como para requerir una explicación.)

Por la época en que supe de este problema por primera vez, la evolución de la lucha convencional se explicaba argumentando que si la lucha intraespecífica no fuera convencional muchísimos animales se dañarían entre sí. En otras palabras, el comportamiento convencional se desarrolló debido a que la conducta no convencional, como indicó Julian Huxley, habría "militado en contra de la supervivencia de la especie". Siendo alumno de Haldane se me enseñó a desconfiar de los argumentos que se apoyaban en el "bien de la especie". Y este argumento, en particular, no parecía capaz de explicar las complejas adaptaciones anatómicas y de comportamiento que supone el conflicto limitado que observamos en muchas especies. Pensé que debía haber un modo de explicar cómo opera la selección natural en el individuo para propiciar estas características; es decir, tendría que haber una forma de demostrar que el comportamiento convencional aumenta la eficacia darwiniana del individuo que lo exhibe.

No obstante, parecía que la eficacia de un individuo habría de acrecentarse mediante la lucha no convencional, y no mediante la lucha convencional. Me parecía que, en una lucha entre los individuos A y B, si A seguía las reglas y B "propinaba un golpe bajo", entonces B ganaría el combate y pasaría sus genes a la siguiente generación. Este rompecabezas rondó por mi mente hasta 1970, año en el que un trabajo no publicado de G. R. Price me urgió a revisar el asunto. Se me ocurrió que podría clarificar el problema utilizando algunas ideas de la teoría matemática de juegos.

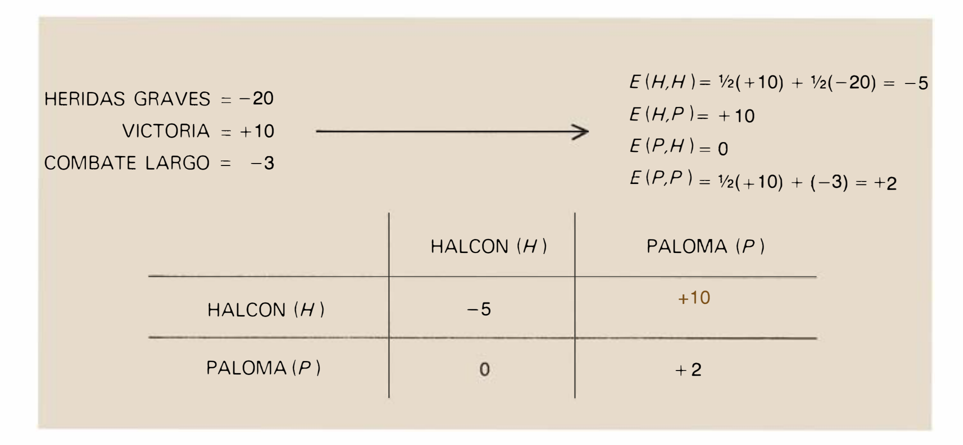
La teoría de juegos fue formulada por John von Neumann y Oskar Morgenstern en la década de 1940 con el fin de analizar la lucha en el hombre. La teoría intenta determinar, en particular, la estrategia óptima que debe seguirse en situaciones conflictivas. Tenía la esperanza de que, aplicando una forma modificada de la teoría de juegos, podría construir un modelo matemático de combates animales y así precisar qué estrategias serían las favorecidas por la selección natural a nivel del individuo. Si todo iba bien, las pruebas experimentales y la observación apoyarían las conclusiones obtenidas a partir de las matemáticas.

Las estrategias que yo buscaba tenían poco que ver con las estrategias óptimas de las que trata la teoría de juegos tradicional. Para cada modelo de juego de combates animales, yo esperaba determinar una estrategia evolutiva estable, una estrategia con la propiedad de que si la mayoría de los miembros de una población grande la adoptaba, ninguna estrategia mutante podría invadir la población. En otras palabras, una estrategia es estable en el sentido evolutivo cuando no existe una estrategia mutante que dé una eficacia darwiniana superior a los individuos que la adoptan.

Considérese un modelo simple: una especie que en las luchas entre dos individuos tiene dos únicas tácticas posibles, una táctica de "halcón" y otra de "paloma". Un halcón lucha sin importarle ninguna regla convencional e intensifica la lucha hasta que gana (es decir, hasta que su contrincante huye o queda gravemente herido) o hasta quedar gravemente herido. Una paloma nunca intensifica la lucha; pugna siguiendo las reglas convencionales, y si su contrincante inicia una escalada huye antes de caer herida.

Al finalizar un combate, cada contrincante recibe un pago. El pago esperado por un individuo X en un combate con el individuo Y se escribe $E(X,Y)$. El pago es una medida del cambio en la eficacia de X como resultado del combate, de manera que está determinado por tres factores: la ventaja de ganar, la desventaja de resultar gravemente herido y la desventaja de gastar tiempo y energías en un combate largo. Supóngase que en el juego halcón-paloma el efecto sobre la eficacia individual es $+10$ por ganar un combate y -20 por sufrir heridas graves. Supóngase además que dos palomas pueden eventualmente zanjar un combate, pero sólo después de largo tiempo y a un coste de -3. (El valor exacto de los pagos no afecta a los resultados del modelo mientras el valor absoluto, es decir, el número sin signo, de las heridas sea superior al de la victoria.)

El juego puede analizarse como sigue. Si los dos antagonistas adoptan la táctica de la paloma, y puesto que las palomas no intensifican la lucha, no hay posibilidad de caer herido y el combate será largo. Cada contendiente tiene la misma probabilidad de ganar, de modo que el pago esperado para una de las palomas P iguala a la pro-



	HALCON (H)	PALOMA (P)
HALCON (H)	−5	+10
PALOMA (P)	0	+2

EN EL JUEGO HALCON-PALOMA, ilustrado aquí, sólo hay dos tácticas que pueden emplearse en los combates entre dos individuos: una táctica de "halcón" y otra de "paloma". Un halcón lucha sin atenerse a ninguna regla convencional e intensifica la lucha hasta que gana o resulta gravemente herido. Una paloma lucha de manera convencional y no intensifica nunca la lucha; si su contrincante inicia una escalada huye antes de ser herida; dos palomas pueden zanjar una contienda, pero sólo después de un período largo de tiempo. Los cambios en la eficacia darwiniana de un contendiente como resultado de heridas graves, de un combate prolongado y de una victoria se indican en la parte superior izquierda de la ilustración. (Los valores exactos de estos factores no afectan a los resultados del modelo mientras el valor numérico sin signo correspondiente a las heridas sea superior al de la victoria.) Los cálculos de los pagos esperados a los individuos en distintos combates se indican en la parte superior derecha. Los pagos se exhiben en la matriz inferior. Cada pago corresponde al individuo que emplea la táctica directamente a la izquierda de la matriz en un combate con un individuo que emplea la táctica situada sobre él. Por ejemplo, + 10 (*color*) es igual a $E(H,P)$, el pago esperado para un halcón H en contienda con una paloma P. En el juego halcón-paloma ninguna de las dos estrategias puras, la llamada "Hace siempre de halcón" y la de "Hace siempre de paloma", es evolutivamente estable. La única estrategia evolutivamente estable es una estrategia mixta: hacer de halcón con una probabilidad de 8/13 y hacer de paloma con una probabilidad, inferior, de 5/13.

babilidad de que P gane el combate (p igual a 1/2) por el valor de la victoria más el coste de una contienda larga; es decir: $E(P,P)$ es igual a (1/2) (+10) + (−3), o sea, +2. De forma similar, un halcón que lucha con otro halcón tiene las mismas probabilidades de ganar o de ser herido, pero en cualquier caso el combate se zanjará con bastante rapidez. De aquí que el pago esperado $E(H,H)$ sea igual a (1/2) (+10) + (1/2) (−20), es decir, −5. Una paloma que luche con un halcón huirá cuando el halcón intensifique su ataque, de modo que el pago que esperará la paloma será 0 y el pago del halcón victorioso sera +10.

Supóngase ahora que los miembros de una población se enzarzan en contiendas del juego halcón-paloma en parejas al azar y que, en consecuencia, cada individuo reproduce a los de su propia clase (individuos que utilizan la misma estrategia) en proporción al pago que ha acumulado. Si existe una estrategia evolutiva estable para el juego, la población evolucionará tendiendo a ella. La pregunta será, pues, la siguiente: ¿Existe una estrategia evolutiva estable para el juego halcón-paloma?

Resulta evidente que hacer continuamente de halcón no es una estrategia evolutiva estable: una población de halcones no estaría a salvo frente a todas las estrategias mutantes. Recuérdese que, en una población de halcones, el pago esperado por contienda para un halcón, $E(H,H)$, es −5, pero el pago esperado para un mutante paloma, $E(P,H)$, es 0. De modo que los mutantes paloma se reproducirán con más frecuencia que los halcones. Una argumentación similar demuestra que hacer continuamente de paloma tampoco es una estrategia evolutiva estable.

Existe una definición matemática precisa de una estrategia evolutiva estable: una estrategia I es evolutivamente estable si, para cada estrategia mutante J, se cumple que $E(I,I)$ es mayor que $E(J,I)$, o bien $E(I,I)$ es igual a $E(J,I)$ y $E(I,J)$ es mayor que $E(J,J)$. Aunque ninguna de las estrategias puras denominadas "Siempre hace de halcón" o "Siempre hace de paloma" cumple ninguno de estos requisitos, hay una estrategia mixta que sí los cumple. Una estrategia mixta es aquella que recomienda que se siga una táctica distinta en el juego según una distribución de probabilidades especificada. La estrategia mixta que es evolutivamente estable para el juego halcón-paloma consiste en hacer de halcón con una probabilidad 8/13 y hacer de paloma con una probabilidad 5/13. No voy a discutir aquí de dónde deriva esta estrategia, pero no es difícil ver que la misma cumple el segundo requisito de ser evolutivamente estable frente a una estrategia mutante de halcón, por ejemplo.

HERIDAS GRAVES = −20
VICTORIA = +10
COMBATE LARGO = −3

$$E(H,B) = {}^1/_2\,E(H,H) + {}^1/_2\,E(H,P) = -\frac{5}{2} + \frac{10}{2} = +2.5$$

$$E(P,B) = {}^1/_2\,E(P,H) + {}^1/_2\,E(P,P) = +0 + \frac{2}{2} = +1$$

$$E(B,H) = {}^1/_2\,E(H,H) + {}^1/_2\,E(P,H) = -\frac{5}{2} + 0 = -2.5$$

$$E(B,P) = {}^1/_2\,E(H,P) + {}^1/_2\,E(P,P) = +\frac{10}{2} + \frac{2}{2} = +6$$

$$E(B,B) = {}^1/_2\,E(H,P) + {}^1/_2\,E(P,H) = +\frac{10}{2} + 0 = +5$$

	HALCON (H)	PALOMA (P)	BURGUES (B)
HALCON (H)	−5	+10	+2.5
PALOMA (P)	0	+2	+1
BURGUES (B)	−2.5	+6	+5

EL JUEGO HALCON-PALOMA-BURGUES, ilustrado aquí, es el modelo de combates animales caracterizados por asimetrías no correlacionadas, es decir, diferencias entre los contendientes que no afectan necesariamente al resultado o a los pagos de los combates. Las asimetrías de este tipo suelen servir para dirimir combates reales de manera convencional. Un combate por determinado recurso entre el propietario de este recurso y un intruso es un buen ejemplo de una asimetría no correlacionada, de modo que se utilizó para definir una nueva táctica, la del "burgués", que hay que añadir a las tácticas en el juego halcón-paloma. Si un contendiente burgués es el propietario del recurso en cuestión, adopta la táctica del halcón; si no, adopta la táctica de la paloma. Se supone que cada combate tiene lugar entre un propietario y un intruso, que cada individuo tiene la misma probabilidad de desempeñar cualesquiera de estos dos papeles y que cada individuo sabe qué papel está desempeñando. La estrategia pura del "burgués" es la única estrategia evolutiva estable para este juego. Nunca puede existir una escalada en el combate entre contrincantes que adoptan la estrategia, porque uno será el propietario y hará de halcón y el otro será el intruso y hará de paloma. De aquí que la propiedad del recurso se tome como la señal convencional para zanjar los combates en la población modelo. En las poblaciones animales reales se han encontrado no pocos ejemplos de dicha estrategia del burgués.

Si se llama M a la estrategia mixta, bastará demostrar que $E(M,M)$ es igual a $E(H,M)$ y que $E(M,H)$ es mayor que $E(H,H)$. Ello puede hacerse aplicando la definición de la estrategia M: el pago $E(M,M)$ es igual a (8/13)$E(H,M)$ + (5/13) $E(P,M)$, y $E(H,M)$ es igual a (8/13) $E(H,H)$ + (5/13)$E(H,P)$, y $E(P,M)$ es igual a (8/13)$E(P,H)$ + (5/13)$E(P,P)$. En estas ecuaciones pueden sustituirse los valores obtenidos anteriormente para el juego halcón-paloma, de modo que $E(M,M)$ es igual a (8/13) (10/13) + (5/13) (10/13), o sea 10/13. El cálculo anterior demuestra que $E(H,M)$ es igual a 10/13, de manera que $E(M,M)$ y $E(H,M)$ son iguales. Además, el pago $E(M,H)$ vale (8/13) $E(H,H)$ + (5/13) $E(P,H)$, es decir, −40/13, y $E(H,H)$ es igual a −5, de modo que $E(M,H)$ es mayor que ($E(H,H)$. En otras palabras, la estrategia del halcón no puede invadir una población que emplee la estrategia mixta M.

El modelo halcón-paloma predice que en los combates animales reales se encontrarán estrategias mixtas, ya sea en forma de animales distintos que adoptan tácticas diferentes (como un halcón y una paloma), ya en forma de individuos que cambian su táctica. En muchas situaciones de combate el comportamiento animal es efectivamente variable, pero desde luego esto no prueba que esté funcionando una estrategia evolutivamente mixta. Un caso de comportamiento animal que se adapta bastante bien al modelo se encuentra en las investigaciones sobre el comportamiento de una mosca del estiércol realizadas por G. A. Parker, de la Universidad de Liverpool.

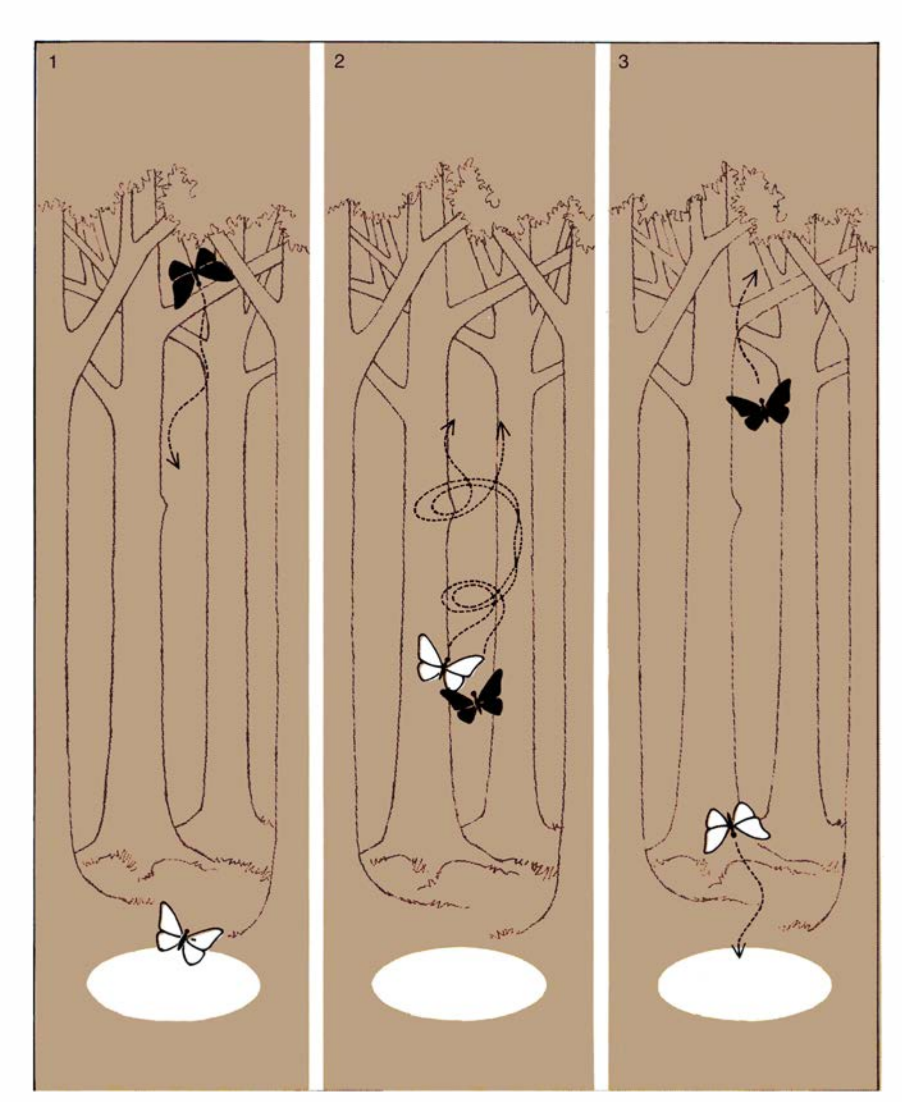
Las hembras de la mosca del estiércol depositan sus huevos en las boñigas de vaca, de manera que los machos se congregan en esos desechos e intentan aparearse con las hembras que van llegando. Parker encontró que el ritmo al que las hembras llegan a una boñiga disminuye a medida que ésta se va secando. En términos de juego, el macho puede escoger entre dos tácticas mientras que la boñiga que éste ronda se seca. Puede abandonarla en busca de una boñiga fresca o puede permanecer en ella. Naturalmente, el éxito del macho en la elección de la táctica depende del comportamiento de los demás machos. Si la mayoría de los demás machos se van tan pronto como la boñiga empieza a secarse, debe quedarse, pues aunque lleguen relativamente pocas hembras tendrá muy pocos competidores o ninguno a la hora de aparearse con ellas. En cambio, si los otros machos se quedan debe marcharse. En otras palabras, la única estrategia evolutiva estable es una estrategia mixta en la que algunos machos

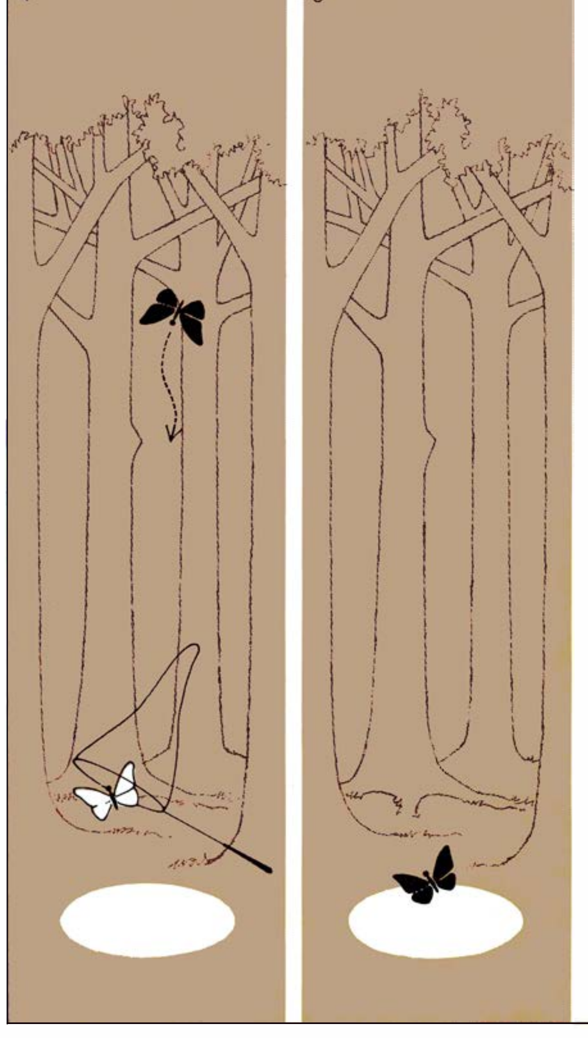
se marchan pronto y otros se quedan. El análisis de la teoría de juegos predice que con esta estrategia, y cuando el sistema alcanza un equilibrio, los machos que se van pronto y los que se van tarde deben tener, por término medio, el mismo éxito en las cópulas. Los datos de Parker proporcionan precisamente este resultado. Sin embargo, no se sabe si la estrategia evolutiva mixta de la mosca del estiércol se consigue porque algunos machos se marchan siempre antes y otros se marchan siempre más tarde, o bien porque cada macho varía su táctica en distintos momentos.

Es evidente que los animales pueden adoptar en la realidad estrategias que son más complejas que las que se han definido como "siempre intensifica", "siempre exhibe" o una mezcla de las dos anteriores. Por ejemplo, algunos animales hacen tanteos o escaladas de prueba. Otros emplean tácticas convencionales, pero intensificarán el ataque en represalia ante la acometida del contrario. No obstante, existe otra manera importante por la que muchos combates animales reales no se ajustan al modelo halcón-paloma. La mayoría de contiendas reales son asimétricas porque, a diferencia de halcones y palomas, los antagonistas difieren entre sí en algún otro aspecto además de la estrategia.

En los combates animales se encuentran tres tipos básicos de asimetrías. En primer lugar, existen asimetrías en la capacidad de lucha (el tamaño, la fuerza o las armas) de los contendientes; es probable que diferencias de este tipo afecten al resultado de una lucha con escalada. En segundo lugar, hay asimetrías en el valor que para los contendientes tiene el recurso por el que se compite (como en el caso de un combate por el alimento entre un individuo hambriento y otro saciado); es probable que las diferencias de este tipo afecten los pagos finales de un combate. Tercero, existen asimetrías que se denominan no correlacionadas porque no afectan al resultado de la escalada ni a los pagos finales de la contienda. Para los fines de este análisis las asimetrías no correlacionadas resultan de un interés especial porque con frecuencia sirven para zanjar contiendas de modo convencional.

Quizás el mejor ejemplo de una asimetría no correlacionada se encuentra en el combate por un recurso entre el "propietario" del mismo y un intruso. Calificar esta asimetría de no correlacionada no quiere decir que la propiedad del recurso no altere nunca el resultado de la escalada o de los pagos de la contienda; simplemente quiere decir que la propiedad del recurso sirve para zanjar combates, aunque no altere estos factores. Para demostrar el efecto de una simetría no correlacionada de este tipo, volvamos al juego del halcón-paloma y añadámosle una tercera estrategia, la del burgués: si el individuo es el propietario del recurso en cuestión, adopta





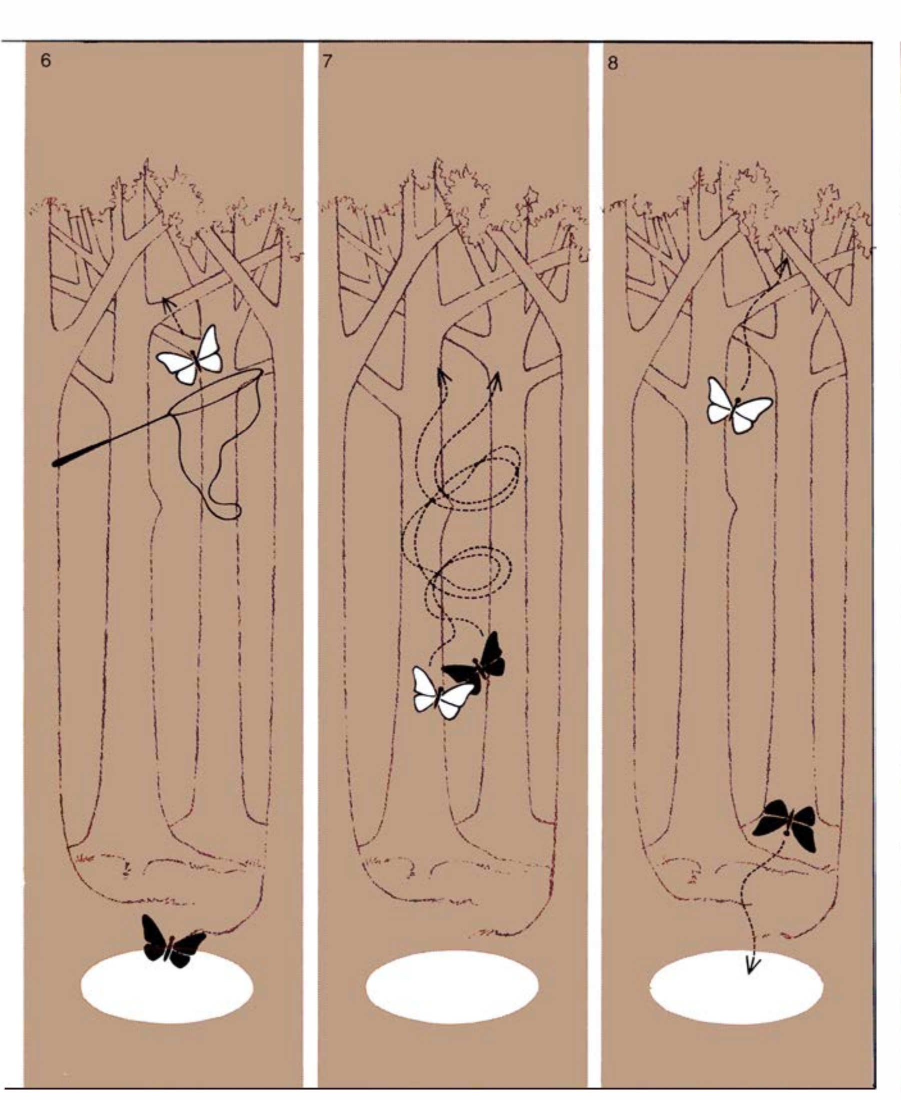
EJEMPLO DE ESTRATEGIA DEL BURGUES, descubierto por N. B. Davies, de la Universidad de Oxford. Los machos de la mariposa de los muros (*Pararge aegeria*) siguen la estrategia del burgués en las disputas territoriales por los lugares soleados del suelo del bosque. Si un macho de la bóveda arbórea desciende hacia el lugar soleado ocupado (*1*), es desafiado por el propietario del territorio. Las dos mariposas ejecutan un corto vuelo espiral ascendente hacia la bóveda del bosque (*2*), después de lo cual el propietario original vuelve al lugar iluminado y el intruso a la bóveda arbórea (*3*). Existen pruebas adicionales que sugieren que la propiedad del territorio se acepta como señal convencional en esta especie, y que el vuelo espiral sirve de algún modo para informar al intruso

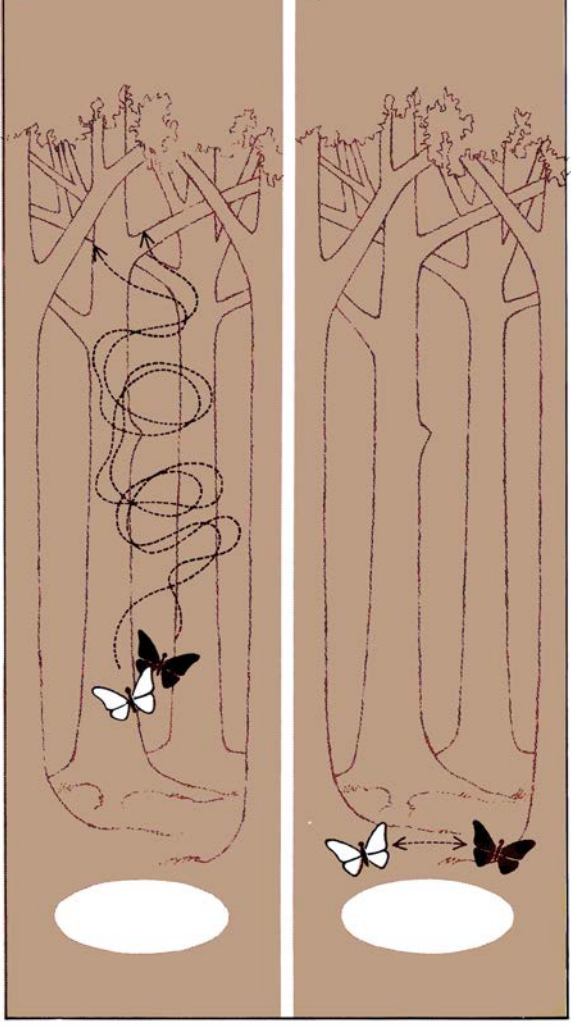
la táctica del halcón; si no, adopta la táctica de la paloma.

En el juego halcón-paloma-burgués se supone que todas las contiendas tienen lugar entre un propietario y un intruso, que cada individuo tiene la misma probabilidad de desempeñar cada uno de los papeles y que cada individuo sabe qué papel está desempeñando. Los pagos de los combates entre halcones y palomas no sufren cambios por la adición de la nueva estrategia, pero deben calcularse pagos adicionales para combates en los que figuran contendientes burgueses *(véase la ilustración de la página 123)*. Por ejemplo, en un combate entre un burgués y un halcón existe la misma probabilidad de que el burgués sea el propietario (y por ello haga de halcón) o de que sea el intruso (y haga de paloma); de modo que $E(B,H)$ es igual a $(1/2)E(H,H) + (1/2)E(P,H)$, es decir, $(1/2)(-5) + (1/2)(0)$, o sea, $-2,5$. Los pagos restantes se calculan de manera similar. El aspecto principal, no obstante, es que nunca puede existir un combate con escalada entre dos contrincantes que hacen de burgués, porque si uno es el propietario y hace de halcón, el otro tiene que ser el intruso y ha de hacer de paloma. De ahí que el pago $E(B,B)$ resulte equivalente a $(1/2)E(H,P) + (1/2)E(P,H)$, o sea, $(1/2)(10) + (1/2)(0)$, es decir, 5. Cuando se compara esta cifra con los otros pagos, no es difícil ver que la única estrategia evolutiva estable para este juego es hacer continuamente de burgués. De manera que la propiedad del recurso se toma como una señal convencional para zanjar los combates.

Hans Kummer, de la Universidad de Zurich, ha observado un hermoso ejemplo de la estrategia del burgués en el papión sagrado *(Papio hamadryas)*. En esta especie, un solo macho forma una unión permanente con una o más hembras y por lo general no es desafiado por los demás machos. Kummer realizó el siguiente experimento con tres papiones no experimentados. Se colocaba el macho *A* y una hembra en un recinto, y el macho *B* en una jaula desde la cual, aunque podía ver lo que ocurría en el recinto, no podía interferir. En un tiempo relativamente corto (unos 20 minutos) se estableció una unión entre el macho *A* y la hembra. Después se soltó al macho *B* en el recinto; este papión no intentó unirse a la hembra y, de hecho, evitó cualquier tipo de confrontación con el macho *A*.

Hay dos posibles explicaciones para el comportamiento del macho *B*. Puede ser que, tal como predice el modelo, la propiedad se tome como una señal convencional para dirimir los combates. Por otra parte, el macho *B* pudo haberse dado cuenta de que el macho *A* era más fuerte y hubiera ganado con probabilidad en un combate con escalada. Kummer pudo eliminar la segunda posibilidad repitiendo el experi-





de que el lugar soleado está ocupado. Si se retira al propietario de su territorio (*4*), otro macho descenderá a ocuparlo (*5*). Cuando el propietario original vuelve a su territorio (*6*) tiene lugar un vuelo en espiral (*7*), y esta vez es el nuevo propietario el que vuelve a ocupar el territorio (*8*). Si los dos machos de mariposa maculada se consideran propietarios del mismo lugar soleado, uno desafía al otro y ambos realizan un vuelo espiral extremadamente largo (*9*), del que cualquiera de los dos puede resultar ganador (*10*). Parece ser que, tal como predice el juego halcón-paloma-burgués (*véase la ilustración que aparece en la página 123*), un macho de mariposa de los muros que se considera el propietario de un lugar soleado está dispuesto por su parte a intensificar el combate.

mento varias semanas después, con los mismos dos machos y una hembra distinta. Sin embargo, esta vez los papeles de los machos se invirtieron y el papión *B* fue colocado en el recinto con la hembra y el *A* lo fue en la jaula. En esta ocasión fue *B* el que se unió a la hembra y no se vio desafiado por *A*. El principio del burgués estaba realmente operando. (Debe señalarse que hay algo más; desde que se realizaron estos experimentos Kummer ha encontrado que las preferencias de la hembra desempeñan asimismo su papel.)

N. B. Davies, de la Universidad de Oxford, ha descubierto otro ejemplo de la estrategia del burgués en la mariposa de los muros o maculada *(Pararge aegeria).* Los machos de esta especie reclaman y defienden los lugares soleados del suelo del bosque, donde pueden cortejar a más hembras que en la bóveda arbórea. Nunca hay suficientes lugares iluminados para que todos los machos los ocupen en un momento determinado, de modo que siempre hay machos rondando por la bóveda del bosque. De vez en cuando un macho intruso vuela hacia un punto soleado ocupado y es desafiado por el propietario. Los dos machos realizan entonces un breve vuelo espiral hacia la bóveda, después de lo cual uno vuela hacia ésta y el otro se instala otra vez en el lugar iluminado. Marcando a los machos, Davies pudo demostrar que es invariablemente la mariposa propietaria original la que retorna al lugar soleado después de un vuelo espiral.

También aquí hay dos explicaciones plausibles para este comportamiento. Es posible que la propiedad se acepte como una señal y que el vuelo espiral sirva de alguna manera para informar al intruso de que el punto soleado está ocupado. O bien es posible que sólo las mariposas relativamente fuertes posean lugares iluminados y que el vuelo espiral sirva para demostrar su fuerza. Davies apoya la primera explicación, es decir, que la mariposa maculada actúa según el principio del burgués. Este autor tiene dos razones para dudar de que sólo las mariposas fuertes posean lugares soleados. Para empezar, notó que la mayoría de los machos que había marcado en la bóveda arbórea fueron observados eventualmente poseyendo su territorio soleado. Además, realizó un experimento en el que retiró al propietario de su territorio soleado, esperó a que un nuevo macho descendiera de la bóveda arbórea y después liberó al propietario original otra vez en el lugar soleado. En todos los casos el nuevo propietario ganó la disputa consiguiente y el propietario original se retiró.

Este último experimento sugiere que un macho de esta especie considera que posee un lugar soleado una vez se ha instalado en él y no ha sido desafiado a los pocos segundos. ¿Qué sucede en el caso de que dos machos se consideren propietarios del mismo lugar? Davies investigó este aspecto introduciendo subrepticiamente un segundo macho en un territorio ocupado. Tarde o temprano uno de los propietarios advertía la presencia del otro y lo desafiaba. En todos los casos ello desencadenaba un prolongado vuelo espiral que duraba por término medio 10 veces más que un vuelo normal. Parece que una mariposa que se siente propietaria está preparada para iniciar una escalada.

No todos los combates asimétricos son tan simples como los que he descrito hasta ahora. Por ejemplo, las contiendas entre los cangrejos violinistas macho de la especie *Uca pugilator* pueden suponer una asimetría entre el propietario de un territorio y un cangrejo errante, y asimismo asimetrías en el tamaño y la fuerza de los cangrejos. Parece que un componente importante del comportamiento de los cangrejos se refiere a la evaluación de las asimetrías. Gary W. Hyatt y Michael Salmon, de la Universidad de Illinois, encontraron que en 403 luchas entre machos de esta especie el propietario de la madriguera ganó en 349 casos. De los 54 combates ganados por el macho errante, el cangrejo era mayor que el propietario de la madriguera en 50 casos, y menor sólo en uno. Es evidente que las asimetrías en la propiedad y en la capacidad de lucha son importantes, pero no será tarea fácil desarrollar y poner a prueba un modelo de la teoría de juegos que pueda ayudar a explicar la forma y la duración de los combates.

Existen muchos factores importantes de los combates animales que no he comentado. Por ejemplo, en algunos casos el recurso por el que se combate es divisible, de modo que puede ser preferible compartirlo a luchar por él. Algunos animales proporcionan información falsa sobre su tamaño (por ejemplo mediante una gorguera o una crin) o sus intenciones. Deberán diseñarse modelos de la teoría de juegos que tengan en cuenta estos aspectos. Existen asimismo distintos tipos de comportamiento animal para los que son apropiados los modelos de la teoría de juegos. Por ejemplo, el cuidado paterno no suele considerarse como un combate porque los padres tienen un interés común en la supervivencia de sus descendientes. Esta actividad, sin embargo, tiene áreas de conflicto junto a áreas d interés común, y creo que un análisis de teoría de juegos puede ser esclarecedor. Finalmente, al buscar las diferencias y semejanzas entre el hombre y los demás animales, puede ser de gran ayuda analizar los "juegos" en que todos ellos pueden intervenir.

La evolución de la especie humana

Los más recientes datos obtenidos de los fósiles indican que hace ya unos cuatro millones de años existían seres parecidos al hombre que se habían separado del resto de los primates. La especie Homo sapiens *apareció hace sólo unos 100.000 años*

Sherwood L. Washburn

El factor más importante, quizás, en la evolución de la especie humana plantea un problema paradójico: el cerebro que, en la actualidad, permite al hombre sondear en su historia biológica empezó a desarrollarse en un ambiente cuyas condiciones hace tiempo ya que desaparecieron. Los cambios evolutivos que afectaron tanto al tamaño del cerebro como a su complejidad neurológica se produjeron a lo largo de varios millones de años, durante los cuales nuestros antepasados vivieron sometidos a la diaria necesidad de actuar y reaccionar frente a un nivel de información extraordinariamente limitado. Y lo que es más notable, mucha de la información por ellos recibida era errónea.

Tengamos en cuenta, por un momento, lo que esta limitación significa. Antes de que la información recibida por el cerebro de nuestros antepasados empezase a poder ser refinada por los avances tecnológicos, la vida se desarrollaba en un mundo que, a sus ojos, era plano, de escasas dimensiones, y que tan sólo podían captar bajo un prisma puramente personal. Su mundo se hallaba poblado de dioses, fantasmas y monstruos. Y, sin embargo, el cerebro creador de estos conceptos era idéntico al que, hoy día, se enfrenta a las sutilezas de la matemática y de la física. Es precisamente este progreso tecnológico el que nos permite comprender en la actualidad, la evolución humana.

Uno de los más claros ejemplos de la paradoja que hemos citado lo constituye la extraordinaria expansión que, durante los dos últimos siglos, ha sufrido nuestro concepto del tiempo. Tal y como indica Ernst Mayr en la introducción a este número monográfico de *Investigación y Ciencia*, al iniciarse el siglo XVIII se aceptaba que el tiempo transcurrido desde la creación del mundo era de tan sólo unos miles de años. A finales del siglo XIX dicho período había aumentado unas mil veces, ya que se valoraba en unos 40 millones de años. Con el descubrimiento de que ciertos isótopos radiactivos se degradan lenta y constantemente, se llegó a la conclusión de que esta cifra debía multiplicarse por cien, por lo que en la actualidad se considera que la edad de nuestro planeta es de unos cuatro mil seiscientos millones de años.

La mente humana es incapaz de abarcar un intervalo tan amplio; se trata de cifras tan inefables para el ciudadano medio como los miles de billones o trillones de dólares en que se apoya la economía mundial. El sentido común hace ver al hombre que la vida es corta, y que sigue un ritmo básico en que uno nace y, después de crecer y desarrollarse, muere. A esta sensación biológica del tiempo puede añadirse una dimensión social, consistente en un intervalo, de más difícil apreciación, que abarca entre tres y cinco generaciones, y que constituye el escenario en que se representa el drama de la sociedad humana. Los intervalos de tiempo más prolongados poseen un menor impacto emotivo. La escala temporal del universo, que conocemos gracias a los adelantos de la ciencia, ha creado una dicotomía entre la percepción del tiempo y las limitaciones de la mente humana.

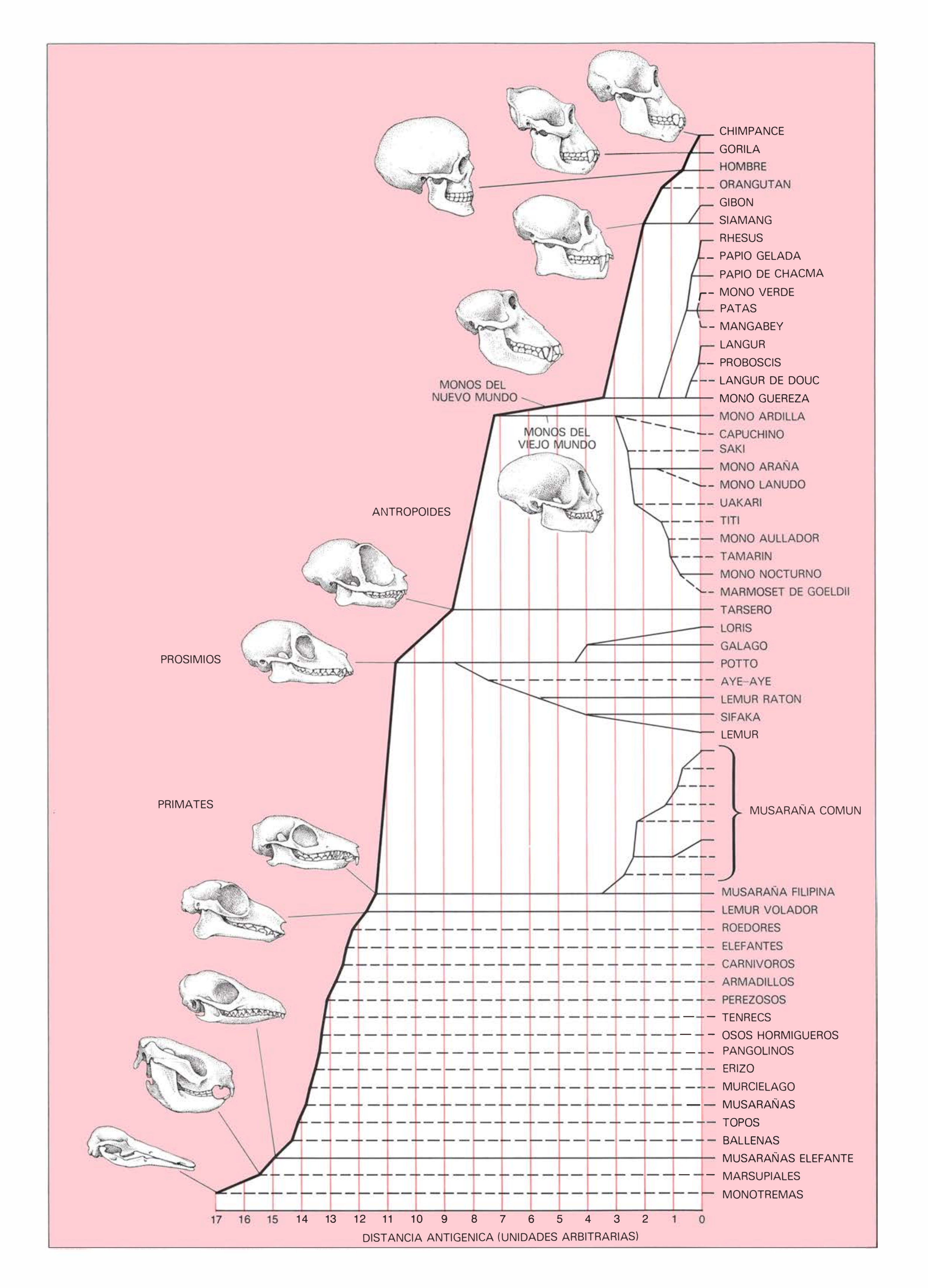
Esta liberación de la idea de concepto del tiempo constituye tan sólo un ejemplo de los múltiples conceptos que se han emancipado de nuestra mentalidad, y que nos han permitido llegar a comprender de forma mucho más exacta nuestra historia evolutiva.

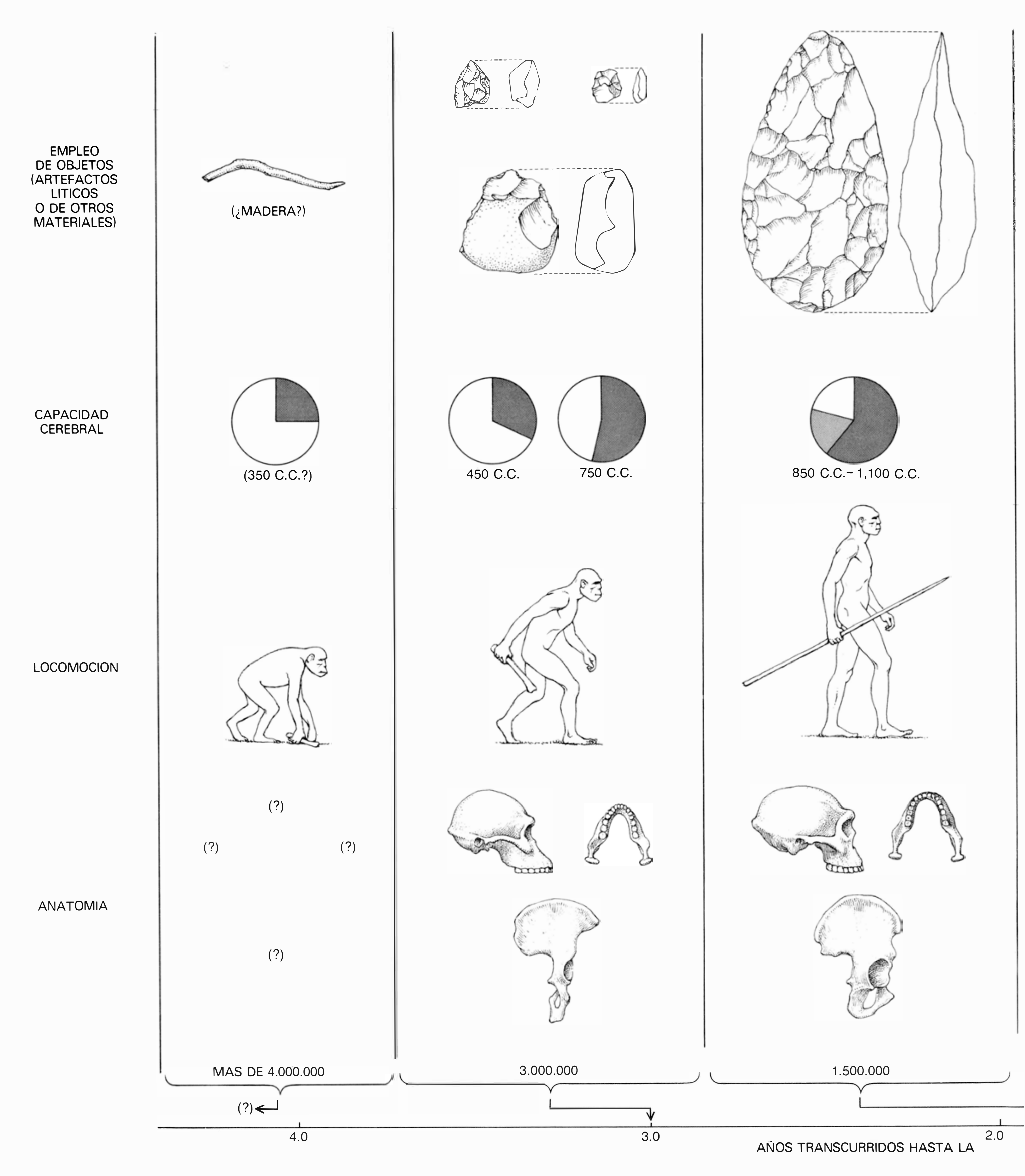
A continuación revisaremos datos que sobre la evolución humana han obtenido diversos autores en sus campos de especialización, e intentaremos valorar la importancia de cada uno de ellos dentro del contexto general de la evolución de la especie humana. Nadie puede pretender ser un experto en disciplinas tan diversas, por lo que este artículo debe considerarse más como una valoración personal del proceso que como un resumen objetivo de la situación.

Una de las ideas que más dificultades plantea al sentido común es la que implica que los continentes se desplazan continuamente, por lo que su situación ha sufrido variaciones drásticas en un período de tiempo relativamente corto, si se compara con la edad de la tierra. Debido precisamente al sentido común, las teorías clásicas sobre la evolución humana se habían basado siempre en un concepto estático de la situación de los continentes. Por supuesto, estas teorías exigían la existencia de "puentes terrestres" entre ciertos continentes, y de mares poco profundos capaces de invadirlos, pero no un posible desplazamiento de las placas continentales. Aunque han transcurrido casi 70 años desde que Alfred Wegener planteó su teoría sobre la deriva de los continentes, hace tan sólo unos 20 años que se conocen los mecanismos de tectónica de placas, que han permitido determinar el desplazamiento de los continentes y que han obligado a aceptar dicha teoría.

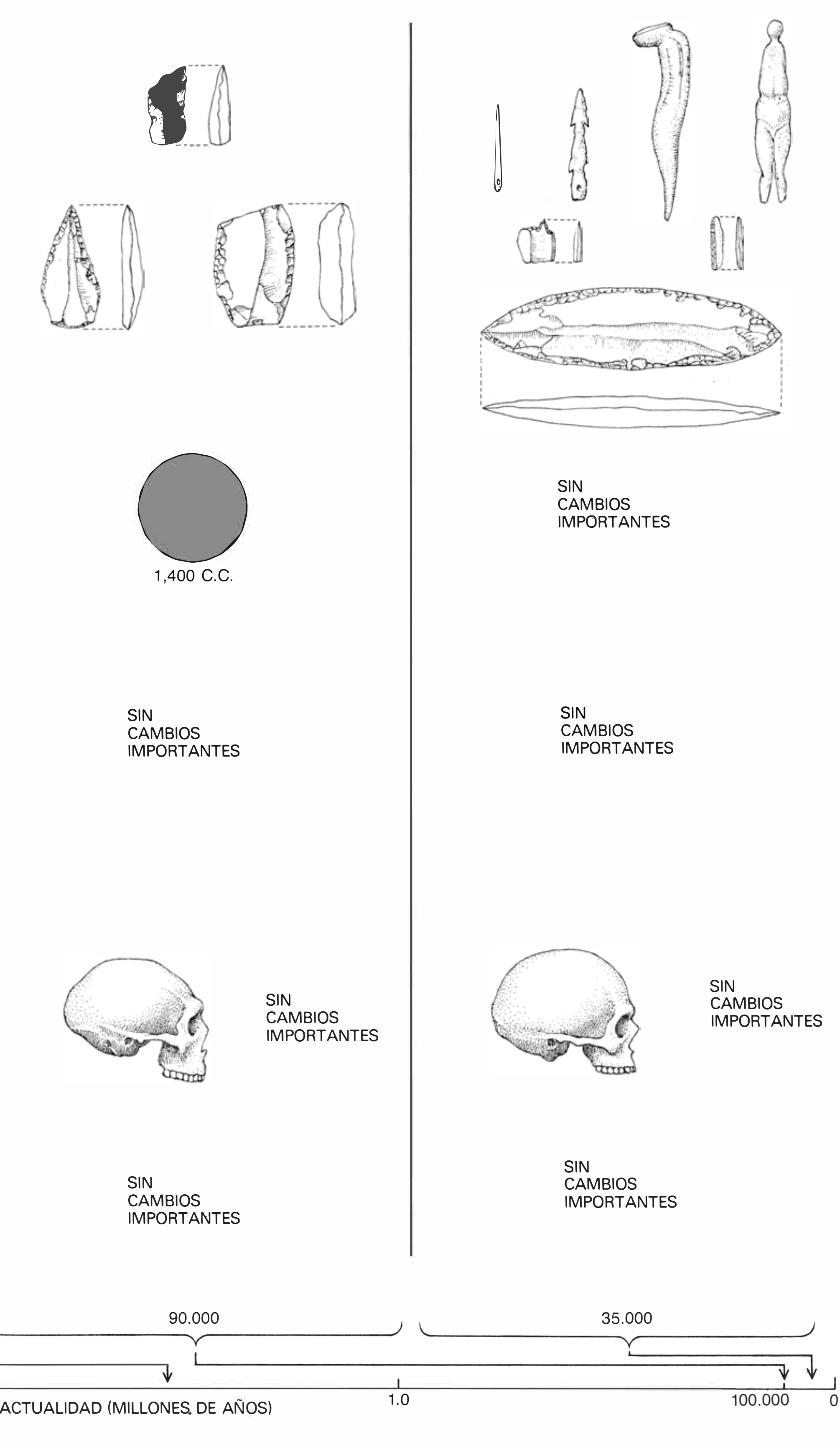
Los datos procedentes de los estudios con isótopos radiactivos, combinados con los de la tectónica de placas, han revolucionado los estudios sobre la evolución de la especie humana. Así, por ejemplo, durante mucho tiempo se creyó que los primates del Nuevo Mundo procedían directamente de los prosimios que habitaban América del Norte. (Los prosimios son los componentes más primitivos del orden Primates, al que pertenecen también los antropoides y el hombre. Todos los prosimios existentes en la actualidad se encuentran en el Viejo Mundo.) Sin embargo,

DISTANCIAS INMUNOLOGICAS existentes entre diversos mamíferos. Se indican mediante la separación, en el eje horizontal, entre las ramas de su "árbol de divergencia". Por ejemplo, los monotremas (mamíferos ovíparos primitivos) se hallan separados de los marsupiales por una distancia (en unidades arbitrarias) de 1,5, mientras que su separación del chimpancé es de 17 unidades. La distancia entre el hombre y los monos del Viejo Mundo es algo superior a 3, entre el hombre y los gibones de 2, y entre el hombre y el gorila o el chimpancé de menos de 1. Datos de Morris Goodman, de la Wayne State University.


CHIMPANCE
GORILA
HOMBRE
ORANGUTAN
GIBON
SIAMANG
RHESUS
PAPIO GELADA
PAPIO DE CHACMA
MONO VERDE
PATAS
MANGABEY
LANGUR
PROBOSCIS
LANGUR DE DOUC
MONO GUEREZA
MONO ARDILLA
CAPUCHINO
SAKI
MONO ARAÑA
MONO LANUDO
UAKARI
TITI
MONO AULLADOR
TAMARIN
MONO NOCTURNO
MARMOSET DE GOELDII
TARSERO
LORIS
GALAGO
POTTO
AYE-AYE
LEMUR RATON
SIFAKA
LEMUR
MUSARAÑA COMUN
MUSARAÑA FILIPINA
LEMUR VOLADOR
ROEDORES
ELEFANTES
CARNIVOROS
ARMADILLOS
PEREZOSOS
TENRECS
OSOS HORMIGUEROS
PANGOLINOS
ERIZO
MURCIELAGO
MUSARAÑAS
TOPOS
BALLENAS
MUSARAÑAS ELEFANTE
MARSUPIALES
MONOTREMAS
MONOS DEL NUEVO MUNDO
MONOS DEL VIEJO MUNDO
ANTROPOIDES
PROSIMIOS
PRIMATES
17 16 15 14 13 12 11 10 9 8 7 6 5 4 3 2 1 0
DISTANCIA ANTIGENICA (UNIDADES ARBITRARIAS)



EVOLUCION HUMANA durante los últimos 10 millones de años. El proceso se inicia lentamente, a partir del momento en que un hominido, aún desconocido, se separa de la línea ancestral que daría lugar al chimpancé y al gorila, hace algo más de cuatro millones de años *(izquierda).* Se supone que la capacidad cerebral de este antepasado era escasa, y que andaba apoyándose en los nudillos. Esta forma de locomoción permite a los cuadrúpedos desplazarse y, al mismo tiempo, transportar objetos, lo que implica que los homínidos primitivos empleaban objetos con mucha mayor frecuencia que los chimpancés actuales. El registro fósil indica que, hace unos cuatro millones de años, existía en Africa un homínido muy evolucionado, clasificado como *Australopithecus.* Este antepasado de los seres humanos poseía un tipo de pelvis que le permitía deambular en bipedestación. El tamaño del cerebro había alcanzado los 450 centímetros cúbicos. Poco más tarde aparecen en el registro arqueológico los primeros instrumentos líticos, fabricados de sílex y piedra tosca. Es probable que estos instrumentos correspondan a un segundo grupo de homínidos, con una capacidad cerebral que alcanzaba ya los 750 cc. Hace alrededor de 1,5 millones de años hizo su aparición el primer hombre, *Homo erectus.* Con un cráneo y una mandíbula aún primitivos, *H. erectus* tenía una pelvis moderna y andaba erguido. Su capacidad cerebral es parecida a la promedia actual. Muchos de los instrumentos líticos encontrados junto a los fósiles de *H. erectus* son piedras



"matriz" de las que se obtuvieron lascas trabajadas en ambos lados, y que corresponden a la industria lítica acheliense. ***Homo sapiens*** **apareció hace tan sólo 100.000 años, en forma de hombre de Neanderthal. La forma del cráneo del hombre de Neanderthal no es totalmente moderna, pero su capacidad cerebral es totalmente comparable a la del hombre actual. La mayoría de los instrumentos encontrados junto a los restos del hombre de Neanderthal corresponden a la industria musteriense; se trata simplemente de lascas líticas obtenidas de nódulos de sílex. Hace unos 40.000 años apareció** ***Homo sapiens.*** **Su cráneo es menos robusto que el del hombre de Neanderthal, y su cerebro algo menor. Muchos de sus instrumentos líticos son simples hojas; algunos de ellos, denominados puntas en forma de hoja de laurel, probablemente de tipo ceremonial, y no utilitario. Entre los instrumentos de hueso encontrados se cuentan agujas, arpones, punzones y estatuillas. Hace unos 10.000 años el hombre pasó del estadio de cazador al más evolucionado de agricultor.**

ahora sabemos que, hace unos 35 o 40 millones de años, América del Sur se encontraba tan cerca de Africa como de América del Norte. Es perfectamente posible que algunos de los antepasados de los actuales monos del Nuevo Mundo llegasen a América del Sur procedentes de Africa (quizás en un tronco de árbol derribado por una tempestad). La cercanía existente entre los tres continentes, inconcebible antes de que se aceptase la teoría de la deriva continental, no demuestra que los antepasados de los monos del Nuevo Mundo procediesen de Africa; pero sí plantea una nueva e importante posibilidad.

Otro ejemplo de la incidencia de la tectónica de placas en la evolución humana hace referencia a los planteamientos, tan recientes como reiterados, que indican que la especie humana se originó en Africa. Si tenemos en cuenta los desplazamientos continentales, hay que aceptar que, desde que se produjo su colisión hace unos 18 millones de años, existían amplias conexiones entre Africa y Eurasia. Fue precisamente entonces cuando ciertos antepasados de los elefantes abandonaron Africa y se extendieron por Eurasia. Estas conexiones se mantuvieron hasta que se produjo la inundación de la cuenca del Mediterráneo, hace unos cinco o seis millones de años. Como se sabe, los restos fósiles de *Ramapithecus*, antropoide del Mioceno-Plioceno que ha sido considerado como antepasado de la rama evolutiva de los homínidos, es decir, del linaje de la especie humana y de sus parientes más próximos, ya extintos, se encuentran desde la India y el Pakistán hasta el Oriente Próximo, la zona de los Balcanes e incluso en Africa. La continuidad en la distribución de estos fósiles indica que la geografía de Eurasia y de Africa era, en aquellos tiempos, muy distinta de la que conocemos en la actualidad. Además, la fauna de la India y la de Africa presentan otras muchas coincidencias: en ambas zonas se encuentran macacos, leones, leopardos, guepardos, hienas, perros salvajes y chacales. En consecuencia, la posibilidad de que la especie humana proceda exclusivamente de Africa parece cada vez más lejana. Dicho con otras palabras, cuanto mayor haya sido el período de tiempo en que existieron individuos inteligentes, bípedos y capaces de utilizar herramientas, menor será la posibilidad de que la distribución de estos antepasados del hombre se haya limitado a un único continente.

La anatomía comparada es una disciplina mucho más antigua que la tectónica de placas. De hecho, su origen puede situarse en el siglo XIX, y se trata de la especialidad que más se ha ocupado del

parecido y también de las diferencias existentes entre el hombre y otros primates. Su premisa básica es que, con la información suficiente, es posible obtener conclusiones válidas, sin tener en cuenta la relación existente entre los datos anatómicos y la filogenia o las teorías evolutivas. Así, por ejemplo, a partir de la morfología de un diente humano, el primer premolar inferior, se ha pretendido demostrar que en la evolución de nuestra especie no existieron antepasados de aspecto antropoide. Incluso todavía en 1972 se pretendió utilizar este dato para demostrar que el linaje de la especie humana se había separado ya del resto de los primates hace más de 35 millones de años. Desde esta fecha, se han hallado fósiles de homínidos cuya edad se cifra en 3,7 millones de años, cuyos primeros premolares inferiores presentan características parecidas a las de los antropoides actuales. Por supuesto, la descripción del premolar era correcta, pero las conclusiones derivadas de su morfología estaban equivocadas (sin citar aquí la errónea creencia de que la morfología de un simple diente permite establecer importantes relaciones filogenéticas).

Sin embargo, la anatomía comparada permite establecer importantes relaciones. Así, por ejemplo, los huesos de un brazo humano son muy parecidos a los de un antropoide, y muy distintos de los que presenta un mono. Los huesos del brazo de los monos son muy parecidos a los huesos equivalentes de otros primates, e incluso a los de otros muchos mamíferos; su forma básica de locomoción es cuadrúpeda. En cambio, los huesos del brazo del hombre y de los antropoides se hallan adaptados al ascenso y la escalada. Esta observación es importante, aunque puede dar lugar a conclusiones contradictorias: (1) el hombre y los antropoides se hallan relacionados entre sí, o (2) el hombre y los antropoides han seguido una vía evolutiva paralela, es decir, la estructura del brazo evolucionó de forma parecida, a pesar de que uno y otro linaje se hallaban ya claramente separados. Aceptar una u otra conclusión resulta extraordinariamente difícil, ya que se trata de animales existentes en la actualidad, cuyo grado de evolución desde el momento en que una y otra línea se separaron, a partir de un antepasado común, desconocemos totalmente. Afortunadamente, existen nuevos y poderosos métodos de análisis que facilitan la resolución de estos enigmas. Estos métodos se contemplarán al tratar de la antropología molecular; por el momento, basta con decir que si se comparan parámetros funcionales, las conclusiones procedentes de la anatomía comparada y las obtenidas de la antropología molecular concuerdan perfectamente.

Hasta hace pocos años, el registro fósil de los primates era escaso, y el de los homínidos y el hombre era aún más pobre. Así, por ejemplo, cuando, hace unos 50 años, Sir Arthur Keith intentó ordenar los fósiles de homínidos siguiendo sus posibles líneas evolutivas, se encontró con que tan sólo disponía de tres géneros correspondientes al Mioceno, logrando situar los cinco géneros de homínidos entonces conocidos desde el Plioceno hasta tiempos recientes, cubriendo un intervalo de menos de medio millón de años. (Entre el Plioceno y las épocas recientes se encuentra el Pleistoceno; la duración del Pleistoceno y de las épocas recientes se calculó en 200.000 años.) Estos cinco géneros eran *Homo erectus* (con muestras procedentes de Java, clasificadas como *Pithecanthropus*), el hombre de Neanderthal, el hombre de Piltdown (aceptado entonces aún como válido, y clasificado en el género *Eoanthropus*), el hombre de Rhodesia (*Homo rhodesiensis*, que hoy en día ya no se considera como especie distinta) y, finalmente, el género y especie *Homo sapiens* (del que Keith excluía a los Neanderthales). Según Keith, el hombre de Java se habría separado del linaje principal durante el Mioceno, y se habría extinguido al iniciarse el Pleistoceno. El hombre de Neanderthal, hoy en día clasificado como *Homo sapiens neanderthalensis*, se habría separado, según Keith, a mediados del Plioceno, poco antes de la aparición del hombre de Rhodesia y mucho antes que el hombre de Piltdown; según Keith, los tres géneros se habrían extinguido durante el Pleistoceno.

El esquema de Keith era maravillosamente simple: cada fósil se encontraba al final de su línea evolutiva, y el momento en que se produjo su separación de la línea principal se deducía de su anatomía. (El único problema lo planteó el hombre de Piltdown: su cráneo, genuinamente moderno, le situaba en un punto más avanzado que el hombre de Rhodesia, pero su mandíbula, que no era humana, indicaba un punto de ramificación correspondiente al Plioceno.) Este tipo de clasificación tipológica desapareció lentamente al descubrirse nuevos fósiles de homínidos y al aparecer los métodos de determinación de la edad de los fósiles basados en el empleo de isótopos radiactivos, que han permitido establecer que la duración del Pleistoceno no fue de 200.000 años, sino de unos dos millones de años. El trabajo de Theodosius Dobzhansky titulado *On Species and Races of Living and Fossil Man*, publicado en 1944, abrió paso a una nueva era, y acabó con el análisis puramente tipológico que había predominado durante casi un siglo.

En la actualidad, se conocen varios centenares de primates fósiles. Muchos de ellos han sido correctamente situados en el

PROSIMIOS
MONOS DEL VIEJO MUNDO
CHIMPANCES
HOMBRE
MONOS DEL NUEVO MUNDO
ORANGUTAN
1
1
2
4
2
7
3
14
ANTEPASADOS COMUNES DE LOS MONOS Y LOS ANTROPOIDES
7
4
LINAJE BASICO DE LOS PRIMATES
OTROS MAMIFEROS

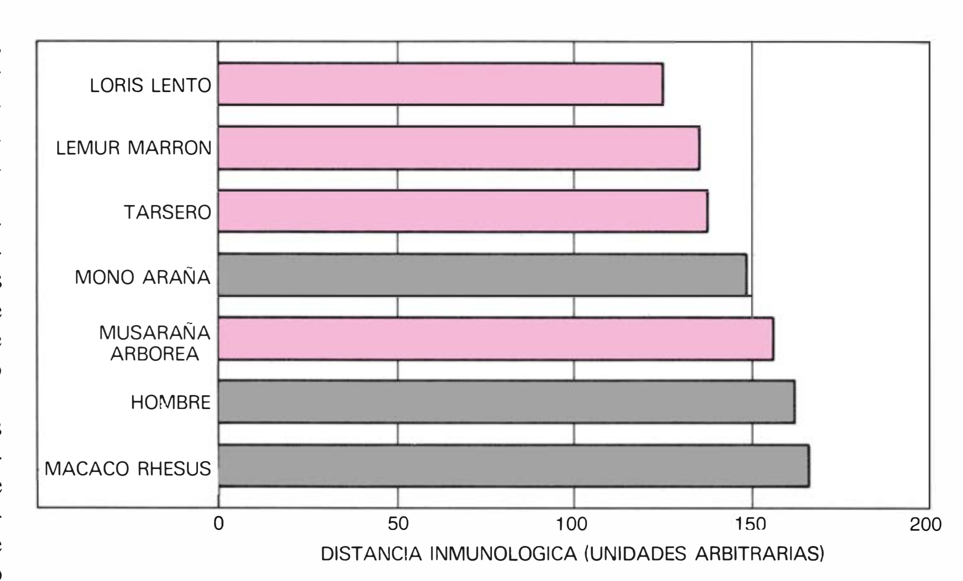
ESTE ESQUEMA permite apreciar mejor la divergencia de los primates. La distancia entre el hombre y el chimpancé es de 1; ello sitúa a estas dos especies a una distancia de 4 del orangután; y al orangután y a los monos del Viejo Mundo a una distancia de 7 respecto de un antepasado común con los monos del Nuevo Mundo. Los antropoides se hallan a una distancia de 7 del antepasado que comparten con los prosimios (primates menos evolucionados, como los lemures), y a una distancia de 11 de los primates más primitivos.

tiempo, y cada año se descubren nuevas muestras. La antigua costumbre de citar la totalidad de los hallazgos conocidos resulta ya imposible. Sin embargo, siguen planteándose problemas con respecto a la historia fósil de los homínidos, quizá debido a la curiosidad obsesiva que el hombre siente por sus antepasados. En relación a cualquier otra especie animal, los datos fósiles de que disponemos acerca de los últimos cuatro millones de años se consideraría más que suficiente, e incluso extraordinaria.

¿Cómo pueden interpretarse los datos de que disponemos sobre los últimos cuatro millones de años? De entrada, puede afirmarse con cierta seguridad que los homínidos han andado erguidos durante unos tres millones de años. Esta es, por lo menos, la edad atribuida a la pelvis de un *Australopithecus* recientemente descubierta en la región de los Afar, en Etiopía, por Donald C. Johanson, de la Case Western Reserve University. Anteriormente al descubrimiento de Johanson, el único dato existente sobre la bipedestación de los homínidos era la pelvis de un *Australopithecus* juvenil descubierta en Sterkfontein, Africa del Sur. Los dos fósiles citados son prácticamente idénticos. De estas observaciones puede deducirse que la bipedestación no es tan sólo una de las adaptaciones anatómicas del ser humano, sino la más importante. Los primeros individuos que anduvieron erguidos tenían una escasa capacidad cerebral (promedio: 450 centímetros cúbicos).

Poco más tarde, hace quizás unos 2,5 millones de años, nuestros antepasados construían herramientas de piedra y se dedicaban a la caza para alimentarse. Hace unos dos millones de años, la capacidad craneana de los homínidos era ya mucho mayor; y hace alrededor de 1,5 millones de años había aparecido *Homo erectus*, la capacidad craneana se había duplicado y los adminículos de piedra construidos eran ya trabajados en ambas superficies (bifaciales). Estas herramientas constituyen la base de lo que se conoce como industria acheliense. (El tipo clásico de herramienta fue descubierto en un yacimiento paleolítico francés, en St. Acheul.) Hace uno a dos millones de años, existía otro ser bípedo: su robusta anatomía permite clasificarlo como una especie distinta de *Australopithecus*, gracias a su enorme mandíbula inferior y a sus molares, mucho mayores que sus incisivos.

Este resumen de la historia fósil de los homínidos resulta necesariamente de una excesiva simplicidad, pero en mi opinión los datos existentes en la actualidad confirman sus líneas generales. Los problemas con que nos enfrentamos se deben, principalmente, a que la mayoría de los fósiles de que disponemos son tan sólo fragmentos. Así, por ejemplo, Johanson descubrió un esqueleto en la región de los Afar lo bastante completo como para permitir la reconstrucción de las proporciones anatómicas de estos homínidos. Los trabajos de reconstrucción demuestran que sus brazos eran relativamente largos, dato que no hubiese podido obtenerse de los centenares de fragmentos previamente conocidos de *Australopithecus*.



EL RITMO EVOLUTIVO, según los datos de distancia inmunológica, parece ser independiente del número de generaciones por unidad de tiempo. Las barras horizontales indican la distancia existente entre los carnívoros y diversos primates, según los datos de Vincent M. Sarich, de la Universidad de California en Berkeley. El hombre y el macaco rhesus son los que se encuentran a mayor distancia, 162 y 166 unidades respectivamente, a pesar de que cada generación humana corresponde a un período de tiempo cinco veces superior a la del rhesus. Los cuatro prosimios incluidos en el cuadro *(color)*, aunque su tiempo de generación es inferior, se encontraban a menor distancia de los carnívoros. (La distancia, en unidades arbitrarias.)

La localización temporal de los restos plantea también problemas. Por ejemplo, no existen datos obtenidos con isótopos radiactivos de los homínidos fósiles encontrados en Africa del Sur. Tampoco se han puesto de acuerdo los especialistas acerca de la edad de las tobas volcánicas de un estrato especialmente rico descubierto en la región de Turkana Oriental, en Kenia, de donde proceden muchos de los fósiles de homínidos recientemente descubiertos. Mi enfoque particular consiste en tratar de establecer una ordenación general de los datos, planteando problemas tan sólo en aquellos casos en que resulten imprescindibles.

La primera conclusión que puede obtenerse de este resumen simplificado es que nuestros antepasados andaban sobre dos patas antes de que el aumento de la capacidad cerebral, la habilidad para construir herramientas líticas u otras características se convirtiesen en típicas de la especie humana. Si se acepta esta conclusión, el principal problema que plantea nuestra historia evolutiva consiste en encontrar fósiles en los que sea evidente la bipedestación. Mientras no se encuentren fósiles de las extremidades inferiores de nuestros antepasados, será imposible determinar el período de tiempo que fue necesario para este tipo de adaptación. Es posible que este proceso de adaptación se iniciase hace cinco o 10 millones de años. En la actualidad se conocen yacimientos de esta antigüedad, por lo que, para resolver este problema, basta con que existan fondos suficientes para realizar el trabajo y un poco de suerte.

La segunda conclusión que puede obtenerse de la línea citada es que el hombre cazaba y construía herramientas líticas mucho antes de que aumentase su capacidad cerebral. El grupo de Glynn Isaac, de la Universidad de California en Berkeley, durante sus excavaciones en la región de Turkana Oriental, descubrió un conjunto de piedras trabajadas, entre las que se encontraban tanto lascas como las piedras matriz de que éstas procedían, acompañadas de restos de huesos de animales. Por desgracia, los seres que fabricaron estas herramientas no dejaron resto alguno de su propia anatomía. La antigüedad de estas piedras puede alcanzar los 2,5 millones de años.

Las herramientas descubiertas en Turkana Oriental son muy antiguas, pero probablemente existen otras anteriores a ellas. Así, por ejemplo, en Olduvai, en la vecina nación de Tanzania, muchas de las herramientas líticas halladas en el Lecho I no han sido manipuladas. Su identificación como herramientas tan sólo fue posible gracias a que se encontraron en una

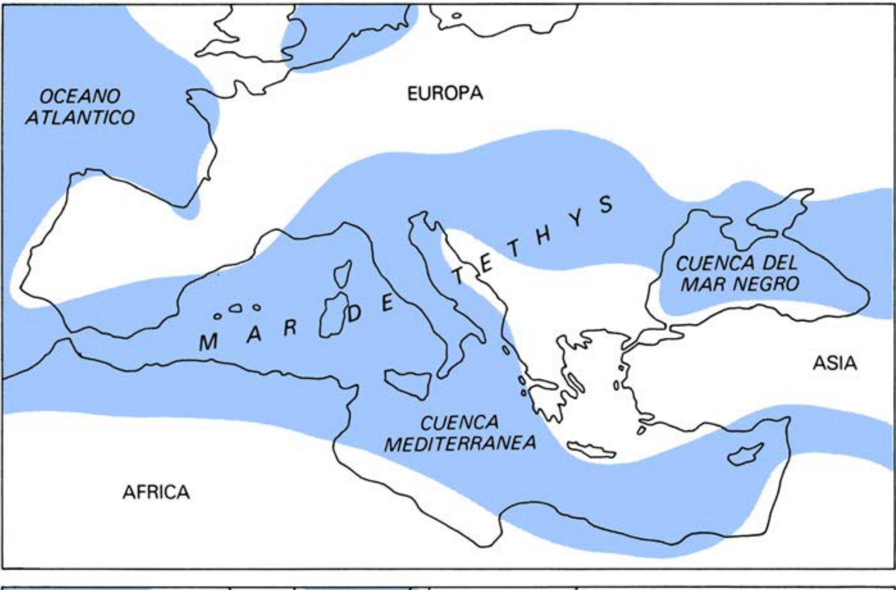
capa de cenizas volcánicas que no contenía otras piedras, lo que implica que fueron transportadas por algún ser vivo. Si no se dan circunstancias tan favorables como las descritas, resulta poco probable que puedan identificarse otros instrumentos líticos utilizados por los homínidos.

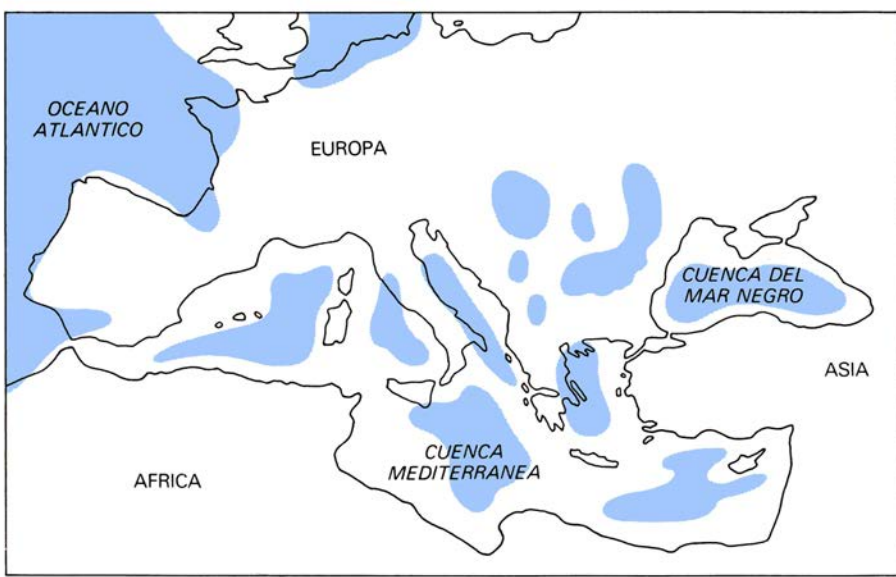
La tercera conclusión a que me permito llegar se basa tanto en la historia fósil como en la anatomía cerebral. Tal y como he indicado anteriormente, en mi opinión el desarrollo del cerebro es posterior al empleo de instrumentos de piedra. Para pasar de las piedras no manipuladas a los instrumentos, de mucha más difícil ejecución, de la industria acheliense, debió transcurrir por lo menos un millón de años. Parece como si el modo de vida basado en el empleo de instrumentos no trabajados hubiese actuado de forma sinérgica con la evolución cerebral. El desarrollo de la corteza cerebral constituye un reflejo del éxito evolutivo de la especie humana. Al igual que las proporciones de nuestras manos, con su gran pulgar prensil, se corresponden con una mayor capacidad para el empleo de instrumentos, la anatomía cerebral refleja perfectamente el proceso de selección que dio lugar al extraordinario progreso de nuestra habilidad manual.

En este momento es necesario plantearse otro problema, que se olvida con frecuencia. Los únicos datos directos que existen sobre la importancia del aumento de la capacidad cerebral son de tipo arqueológico. Las hipótesis sobre la correlación existente entre el empleo de instrumentos y el aumento de la capacidad craneana implican la existencia de una relación directa entre el progreso arqueológico (ausencia de instrumentos líticos, instrumentos groseros e instrumentos cada vez más refinados) y la duplicación de la capacidad craneana. Si esta hipótesis es correcta, el aumento de la capacidad craneana debió acompañarse de un aumento paralelo de la complejidad del cerebro. Sin embargo, la historia fósil no permite obtener dato alguno sobre este progreso neurológico. Aún así, parece existir una correlación entre el aumento de la capacidad cerebral y el empleo de instrumentos líticos durante varios centenares de miles de años, relación que desaparece, en cambio, durante los últimos 100.000 años de nuestra historia evolutiva.

Los paleontólogos, al igual que los que se dedican a la anatomía comparada, se basan principalmente en datos descriptivos. Cuando se descubre un fósil, hay que determinar en primer lugar su situación geológica, sus relaciones y su edad aproximada. Una vez en el laboratorio, se describen sus características, que se comparan con las de otros fósiles parecidos, llegándose así a determinadas conclusiones. Las estructuras anatómicas que se comparan son complejas y el trabajo a realizar difícil, por lo que, muchos años después de su descubrimiento, la mayoría de los fósiles ha sido tan sólo descrita de forma parcial. La metodología utilizada presenta, además, otras limitaciones. Así, por ejemplo, lo más corriente es que los dientes se comparen de forma aislada, y uno a uno. En el ser vivo, por supuesto, existe una interacción de los molares superiores con los inferiores. Los estudios comparativos que tienen en cuenta estas interacciones dan resultados muy distintos de los obtenidos con los métodos tradicionales, como ha señalado el anatomista W. E. Le Gros Clark.

Los estudios comparativos se complican aún más si se tiene en cuenta que el macizo facial contiene numerosos dientes. La forma de la cara depende tanto de la disposición de los dientes como de los músculos que intervienen en la masticación; estos parámetros funcionales resultan difíciles de describir utilizando determinaciones lineales. Además, los métodos descriptivos tradicionales limitan incluso las posibilidades de observación. Así, por ejemplo, la mandíbula inferior de la especie robusta de *Australopithecus* de Africa Oriental presenta una rama ascendente, es decir, la zona que contacta con el cráneo, de gran longitud. En su extremo superior se encuentra el cóndilo mandibular. Debido a tales características, cuando estos seres abrían la boca y el cóndilo se desplazaba hacia adelante, sus dientes debían se-





SEPARACION ENTRE ASIA Y AFRICA, conectadas hoy por un estrecho puente continental. Hace 20 millones de años *(arriba)*, la separación era absoluta, y existía una conexión entre el mar de Tethys, en el Mediterráneo oriental, y el Golfo Pérsico. Hace cinco millones de años *(abajo)*, el mar de Tethys se transformó en una serie de lagos; los primates del Viejo Mundo podían desplazarse por ambos continentes.

pararse mucho más que los de cualquier otro primate conocido. Sin embargo, a pesar de lo mucho que se ha escrito sobre la posible dieta de los *Australopithecus* y acerca de los dientes de este homínido, ningún autor menciona, ni de pasada, el tamaño de su boca abierta.

Esta mandíbula permite también otro ejemplo de la escasa validez de los métodos citados. En la especie robusta de *Australopithecus*, la cara interna de la rama ascendente presenta características peculiares, distintas de las de cualquier otro primate. Sin embargo, nunca se han descrito estas características, ya que, tradicionalmente, no se estudiaba la cara interna de la rama ascendente. Podrían citarse otros ejemplos, pero el resultado sería el mismo: no existen normas adecuadas que indiquen cómo deben compararse dos fósiles, o interpretar su anatomía.

Después de describir la contribución de las disciplinas clásicas al estudio de la evolución humana, vamos a revisar los datos obtenidos en dos campos relativamente nuevos: la antropología molecular y los datos de observación de los primates en su entorno natural. La primera de estas disciplinas es, en realidad, más antigua que la tectónica de placas: mientras que Wegener propuso su teoría en 1912, George H. F. Nuttall había demostrado, en 1904, que era posible clasificar a los animales con criterios bioquímicos. Nuttall empleó métodos inmunológicos. Si se inyecta suero de un animal de experimentación en otro, éste produce anticuerpos frente a las proteínas presentes en el suero del dador. Si el suero del animal inyectado se mezcla con el de un tercer animal de experimentación, los anticuerpos producidos se combinan con las proteínas equivalentes de dicho suero, dando lugar a un precipitado. Cuanto más intensa sea la reacción de precipitación, mayor será la relación existente entre el primero de los animales y el tercero.

El método de Nuttall dio buenos resultados en los diversos trabajos en que se utilizó, pero su popularidad fue tan escasa como la conseguida por la hipótesis de Wegener. Hace menos de diez años que se ha demostrado que los resultados obtenidos con los métodos inmunológicos concuerdan con los basados en la comparación de las secuencias de aminoácidos de ciertas proteínas y con los estudios de la secuencia de nucleótidos del ADN. Ello ha permitido el desarrollo de una nueva disciplina: la taxonomía molecular. Al igual que los métodos basados en el empleo de isótopos radiactivos para determinar las fechas absolutas, las técnicas moleculares son objetivas y cuantitativas, es decir, dan los mismos resultados en manos de distintos investigadores.

La capacidad que tiene la taxonomía molecular para establecer las relaciones existentes entre los distintos primates constituye, probablemente, uno de los más importantes avances de los últimos años. Por supuesto, la característica más destacable del método es su objetividad. Por ejemplo, utilizando datos procedentes de la historia fósil y de la anatomía comparada, se ha dicho que los parientes más cercanos del hombre eran el tarsero, ciertos monos, determinados antropoides ya extintos, el chimpancé y el gorila, y el punto de divergencia entre el hombre y sus antepasados más próximos oscila entre 50 millones y cuatro millones de años.

¿Qué indican los datos procedentes de la taxonomía molecular? El dato más importante es el que implica una íntima relación entre la especie humana y los antropoides africanos. Así, por ejemplo, si la distancia existente entre los monos del Nuevo Mundo y los del Viejo Mundo se expresa como la unidad, y las demás distancias como fracciones de esta cifra, la distancia existente entre el hombre y los monos del Viejo Mundo, según Vincent M. Sarich, de la Universidad de California en Berkeley, sería de 0,53 a 0,61. La distancia entre el hombre y el orangután, único antropoide asiático, sería de 0,25 a 0,33, y la que separa al hombre del chimpancé tan sólo de 0,12 a 0,15.

La escasa distancia existente entre el hombre y los antropoides africanos puede compararse con la que separa a otros mamíferos. La relación entre uno y otros puede parangonarse con la existente entre el caballo y la cebra, siendo mayor que la que presentan el perro y la zorra. Mary-Claire King y Allan C. Wilson, de la Universidad de California en Berkeley, han calculado (basándose en comparaciones entre cadenas proteicas, o polipéptidos, del hombre y del chimpancé) que estas dos especies poseen un material genético que es idéntico en un 99 por ciento.

Sería lógico que este alud de nueva información sobre el parentesco entre primates hubiese sido recibido con júbilo por los especialistas en evolución humana. Nada más lejos de la verdad. El problema se debe a que los datos procedentes de la taxonomía molecular indican el grado de relación entre dos especies (prueban que el hombre y los antropoides africanos se hallan estrechamente relacionados), pero no el tiempo transcurrido desde su divergencia. Sin embargo, la dimensión temporal viene indicada de forma indirecta: las especies que se hallan muy separadas desde el punto de vista filogenético presentan también una gran distancia molecular, mientras que ésta es escasa en las especies íntimamente relacionadas. Ello sugiere la existencia de una correlación entre el tiempo y la distancia molecular. Por desgracia, en el caso de los primates, la distancia molecular existente entre los monos del Nuevo Mundo y los del Viejo Mundo es excesivamente escasa para la filogenia convencional. La situación empeora si comparamos el hombre con los antropoides africanos. En mi opinión, si la antropología molecular hubiese demostrado que la diferencia entre el hombre y los antropoides era considerable, sus conclusiones habrían sido aceptadas sin la menor reticencia.

En la actualidad se discute si los "relojes moleculares" son o no válidos, pero estos problemas se resolverán en pocos años. Las técnicas bioquímicas progresan sin cesar, y los datos obtenidos aumentan geométricamente gracias a los trabajos realizados en numerosos laboratorios. Por el momento, hay que aceptar que los datos fósiles indican que el linaje humano y el que dio origen a los antropoides se separaron hace más de cinco millones de años, mientras que la antropología molecular indica que esta cifra no supera los 10 millones de años. Algunos de mis amigos y colegas debaten furiosamente estas cifras, e incluso es posible que tengan razón. Realmente impresiona el grado de emotividad que aún acompaña a los estudios sobre la evolución humana.

En los últimos años se han multiplicado los estudios realizados con monos o con antropoides en su entorno natural. A este respecto conviene señalar que, mientras que las especulaciones evolutivas más importantes tuvieron lugar durante el siglo XIX, los estudios primatológicos de campo no se iniciaron hasta después de 1960. Tanto la brutalidad del hombre de Neanderthal como la monogamia del chimpancé son fantasías del siglo pasado. Quizá los prejuicios más importantes en este sector tengan que ver con la locomoción. Las teorías tradicionales sobre el origen de la especie humana intentaban explicar la forma en que una especie arborícola se adaptó a vivir en el suelo y a la bipedestación. Sin embargo, los estudios de campo han demostrado que nuestros parientes más próximos, los antropoides africanos, viven principalmente en tierra. Además, su patrón locomotor sugiere que nuestro antepasado común vivía también en tierra.

En el sistema de locomoción cuadrúpeda de la mayoría de los primates, tanto la mano como el pie se apoyan de forma plana sobre el suelo; ninguno de estos animales puede transportar objetos en sus

manos y desplazarse al mismo tiempo. Los gorilas y los chimpancés (y algunos de los delanteros de los equipos de fútbol americano) andan apoyándose en los nudillos de las manos, lo que permite a los antropoides (y no a los jugadores de fútbol americano) desplazarse transportando ciertos objetos agarrados entre los dedos y la palma de la mano. Si el empleo de los nudillos constituye una característica primitiva, explicaría la forma en que nuestros antepasados resolvieron el problema de la manipulación y transporte de objetos. Con la excepción del hombre, el chimpancé es el animal que con mayor frecuencia utiliza herramientas. Según las observaciones de Jane Goodall y de sus colaboradores en el Gombe Stream Research Centre, de Tanzania, el número de objetos manipulados por los chimpancés y su forma de empleo aumenta continuamente. Los chimpancés emplean bastones para amenazar y atacar, para hurgar, para jugar y explorar. También utilizan briznas de hierba para recoger termitas y otras hormigas. Usan hojas para lavarse. Y emplean piedras para cascar nueces y defenderse, lanzándolas con escasa puntería.

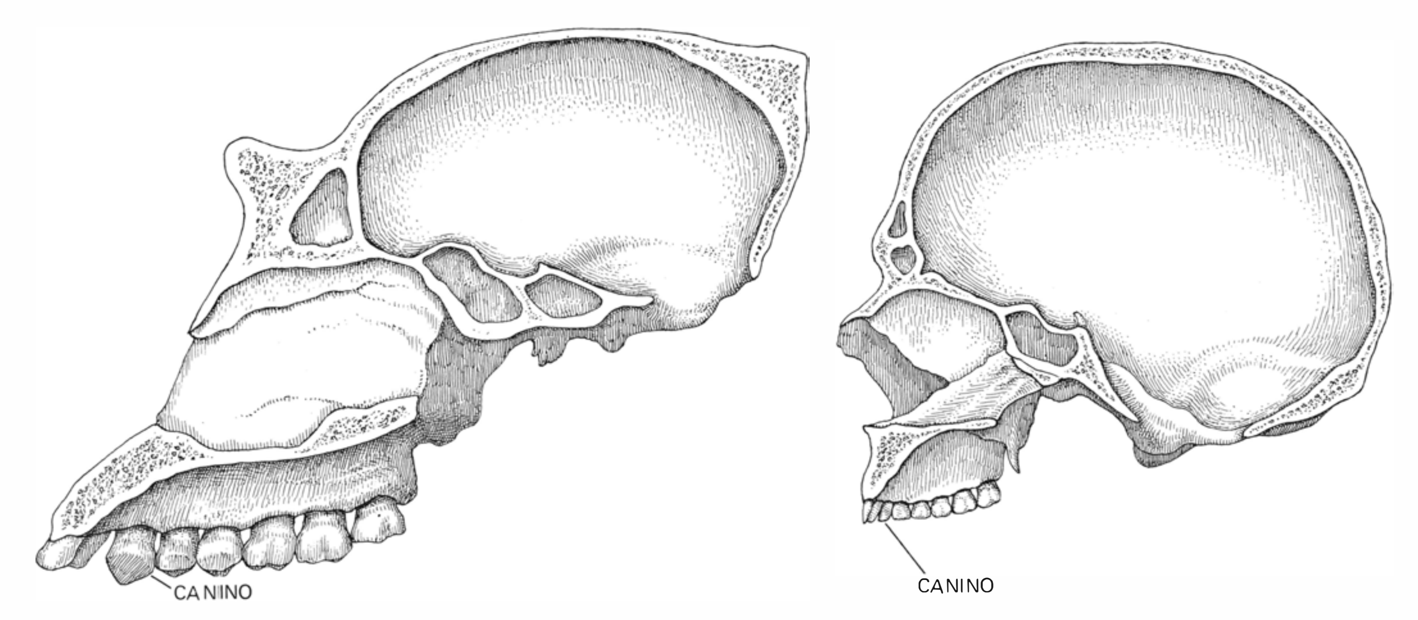
Pero nuestra incredulidad no tiene límites. Cuando se descubrió el hombre de Pekín (clasificado ahora como *Homo erectus*) la reacción inmediata fue considerarlo demasiado primitivo como para que pudieran atribuírsele los instrumentos de piedra encontrados junto con sus restos. A continuación, la nueva víctima de la incredulidad fue *Australopithecus*; según la opinión prevalente en aquel tiempo, un ser con un cerebro tan pequeño no podía, en modo alguno, haber construido instrumentos líticos. Incluso hoy, son bastantes los autores que aceptan tan sólo un único tipo de antepasado humano de locomoción bípeda y capaz de fabricar herramientas. A este respecto, el comportamiento del chimpancé resulta ejemplar, ya que demuestra que un antropoide típico es capaz de utilizar numerosos objetos y con gran eficacia. Ello implica que cualquier antropoide primitivo poseía también esta capacidad, y probablemente la utilizaba con mayor versatilidad que el chimpancé, mucho antes de que los primeros instrumentos líticos hicieran su aparición en la historia fósil.

Según Charles Darwin, la razón de que los caninos de la especie humana sean de pequeño tamaño, en tanto que el gorila los tenga enormes, residiría en que, al ser el hombre capaz de utilizar armas, los grandes caninos habrían perdido su función. Por supuesto, los enormes caninos de los gorilas macho no tienen nada que ver con la masticación, ya que los de la hembra son de pequeño tamaño, y, sin embargo, el estado de nutrición de las hembras resulta equiparable en todo al de los machos. ¿Se debe, pues, el tamaño de los caninos del macho a una adaptación para la amenaza y la lucha? Antes de que esta característica anatómica hubiese disminuido de tamaño, a lo largo del proceso evolutivo, habría sido necesario que su función se hubiese transferido a otra estructura o a otro mecanismo. Desde este punto de vista, es posible que, de acuerdo con Darwin, el tamaño de los caninos humanos haya disminuido debido al empleo de armas. Los estudios de campo de los chimpancés, animales que utilizan objetos con gran frecuencia, están en favor de la hipótesis de Darwin. Los bastones rara vez fosilizan, y las piedras no trabajadas tampoco pueden identificarse como herramientas, mientras que los dientes constituyen el tipo de fósil más frecuente; ello ha permitido demostrar que en los primeros seres de locomoción bípeda, el tamaño de los caninos era ya escaso. Quizás estos antropoides habían utilizado instrumentos durante centenares de miles de años.

No todos los datos acerca del comportamiento proceden de estudios de campo. Pensemos por un momento en el lenguaje. Los antropoides y otros primates no humanos son incapaces de aprender a hablar, a pesar de los muchos intentos realizados para enseñarles. Los mayores éxitos conseguidos en el campo de la comunicación se deben al empleo de símbolos en sustitución de las palabras. Ello constituye una lección para todos nosotros, ya que los seres humanos aprendemos a hablar con toda facilidad.

Los sonidos producidos por los monos expresan básicamente emociones, y se hallan bajo el control de sistemas neurales mucho más primitivos que la corteza cerebral; la extirpación del córtex no afecta a la producción de sonidos. En cambio, en la especie humana la corteza cerebral del lado dominante es importantísima para el lenguaje. Por supuesto, el lenguaje es la forma de comportamiento que más distingue al hombre de otros animales. Sin embargo, a pesar de los muchos trabajos de investigación realizados, el origen del lenguaje humano sigue siendo un misterio. Evidentemente, nada puede deducirse en favor o en contra de su presencia en los restos fósiles encontrados.

La arqueología, en cambio, puede proporcionarnos ciertos datos. Lo ocurrido



CRANEOS DEL GORILA Y DEL HOMBRE en corte coronal, con una marcada disminución del tamaño de los caninos. El cráneo de gorila corresponde a una hembra; los gorilas macho poseen caninos de gran tamaño, que usan para luchar. La idea de Charles Darwin, según la cual el empleo de armas habría dado lugar a la disminución de tamaño de los caninos en el hombre, se ha visto confirmada por la historia fósil: los caninos humanos más antiguos son de pequeño tamaño, comparados con antropoides machos africanos. Ello implica que nuestros antepasados utilizaron instrumentos durante centenares de miles de años.

durante los últimos 40.000 años de la prehistoria podría deberse, precisamente, a la aparición del lenguaje tal como lo conocemos hoy. Es decir, aunque el hombre no fuese, seguramente, mudo durante gran parte de su desarrollo, la extraordinaria expansión del hombre moderno, *Homo sapiens sapiens*, se debe, probablemente, a su mayor capacidad para la comunicación verbal.

Durante gran parte del último millón de años, el progreso evolutivo humano, tanto biológico como tecnológico, fue muy lento. Las tradiciones referentes a la fabricación de instrumentos líticos, que se materializan en las distintas industrias líticas conocidas, persistieron a lo largo de centenares de miles de años, de forma casi inamovible. Hace unos 40.000 años se inició un franco proceso de aceleración. La desaparición de las formas humanas más primitivas se acompañó de una gran expansión de seres de anatomía totalmente moderna; no existen, sin embargo, fósiles suficientes para determinar en qué momento se produjo esta extinción, o si la desaparición de las formas primitivas fue de tipo evolutivo o por hibridación. En ese momento, y en menos de un uno por ciento del tiempo transcurrido desde que los primeros seres bípedos hicieron su aparición en la historia fósil, se produjo una revolución tecnológica. Como resultado se obtuvieron instrumentos y armas de gran complejidad, se empezaron a construir refugios, se inventaron los primeros sistemas de navegación, los pescados y mariscos hicieron su aparición en la dieta humana, se emprendieron los primeros viajes marítimos (por ejemplo, a Australia), se pobló el Artico, el hombre se trasladó a las Américas y proliferaron las artes, tanto plásticas como suntuarias.

El ritmo de aceleración fue progresivo. La agricultura y la ganadería hicieron su aparición casi al mismo tiempo. El progreso tecnológico, el dominio de nuevos materiales (como los metales) y las nuevas fuentes de energía (como el viento y el agua) dieron pie, en un período de tiempo relativamente corto, a la revolución industrial y al mundo que hoy conocemos. La aceleración histórica de la especie humana se pone claramente de manifiesto al comparar los cambios que se han producido durante los últimos 10.000 años con los experimentados en los cuatro millones de años anteriores.

Es probable que el lenguaje, que combina la emisión de sonidos con la capacidad cognitiva, haya sido la base biológica de nuestra aceleración histórica. Al igual que la bipedestación y la fabricación de instrumentos caracterizan las primeras fases de la evolución humana, la capacidad fisiológica para la comunicación verbal constituye la base biológica de sus últimas fases. Sin esta forma de comunicación, de suma eficacia, nuestro progreso habría sido mucho más lento y limitado. La existencia de un sistema abierto de comunicación permite un rápido intercambio de información, que ha dado lugar a la mayor complejidad de los sistemas sociales humanos. Todo sistema social depende del lenguaje; por esta razón, quizás, es por la que no existen, entre los primates no humanos, formas de comportamiento equiparables a la religión, a la política o a la economía.

Por si este resumen parece poco audaz, quiero recordar al lector que la mayoría de los problemas referentes a la evolución humana siguen sin resolver. De cara al futuro, es de esperar que la biología molecular permita establecer las relaciones de parentesco existentes entre el hombre y el resto de los primates, y también determinar exactamente el momento en que se produjo su divergencia. Sin embargo, quedan otros problemas de difícil solución, como el ritmo evolutivo. Al igual que ha ocurrido en el pasado, es posible que los investigadores se equivoquen precisamente en aquellos aspectos en que más seguros están de acertar.

En consecuencia, parece recomendable aceptar más de una hipótesis, y, en lugar de corroborar ciegamente sus conclusiones, limitarse a apostar en su favor. Con esta idea, me atrevería a apostar ciento a uno (en su favor) que el hombre y los antropoides africanos constituyen un grupo íntimamente relacionado. También creo que los datos que indican que el hombre y los antropoides se separaron en fecha reciente (hace unos cinco a seis millones de años) son mucho menos fidedignos (aquí me atrevería a apostar sobre la base de dos a uno).

Al presentar mis opiniones de esta forma, he intentado demostrar que nuestras ideas sobre la evolución humana se basan en datos a veces muy poco fidedignos. Por ejemplo, si se acepta que la especie humana está íntimamente relacionada con los antropoides africanos, ello no implica, en absoluto, que la divergencia entre unos y otros se produjera precisamente en Africa. En el momento en que ambas líneas se separaron, existían antropoides en el Oriente Próximo y en la India; es posible que la especie humana proceda de estas regiones. Quizá la ausencia de antropoides en la India se deba a que se convirtieron en seres humanos. Tanto las teorías africanas como las no africanas sobre la evolución de los marchadores erectos parecen lógicas y razonables; para determinar cuál de ellas es la correcta habrá que esperar al hallazgo de nuevos fósiles.







La adaptación

La adecuación manifiesta entre los organismos y sus ambientes es una consecuencia importante de la evolución. Pero la selección natural no conduce inevitablemente a la adaptación, y, en no pocas ocasiones, resulta bastante difícil definir cuál sea ésta

Richard C. Lewontin

La teoría sobre la historia de la vida que en general se acepta hoy, la teoría darwiniana de la evolución a través de la selección natural, está destinada a explicar dos aspectos diferentes de la aparición del mundo viviente: la variabilidad y la eficacia biológica. En la actualidad existen unos dos millones de especies; puesto que el 99,9 por ciento, al menos, de las especies que han existido en algún momento se han extinguido, la postura más conservadora sería pensar que, desde el comienzo del período cámbrico, hace unos 600 millones de años, han ido apareciendo sobre la tierra dos mil millones de especies.

¿Cómo surgieron? En la época en que Darwin publicó *On the Origin of Species* ("El origen de las especies", 1859) se sostenía de manera casi general que las especies habían evolucionado unas de otras, pero no se había propuesto un mecanismo verosímil que explicara tal evolución. La solución dada por Darwin al problema fue que las pequeñas variaciones heredables entre los individuos de una especie constituyen la base de las grandes diferencias entre especies. Formas diferentes sobreviven y se reproducen a un ritmo distinto, de acuerdo con su ambiente; tal reproducción diferencial da lugar a un lento cambio en una población durante un cierto tiempo originando, finalmente, la sustitución de una forma común por otra. Luego, poblaciones diferentes de una misma especie se distancian unas de otras si ocupan diferentes nichos ecológicos, para convertirse andando el tiempo en especies distintas.

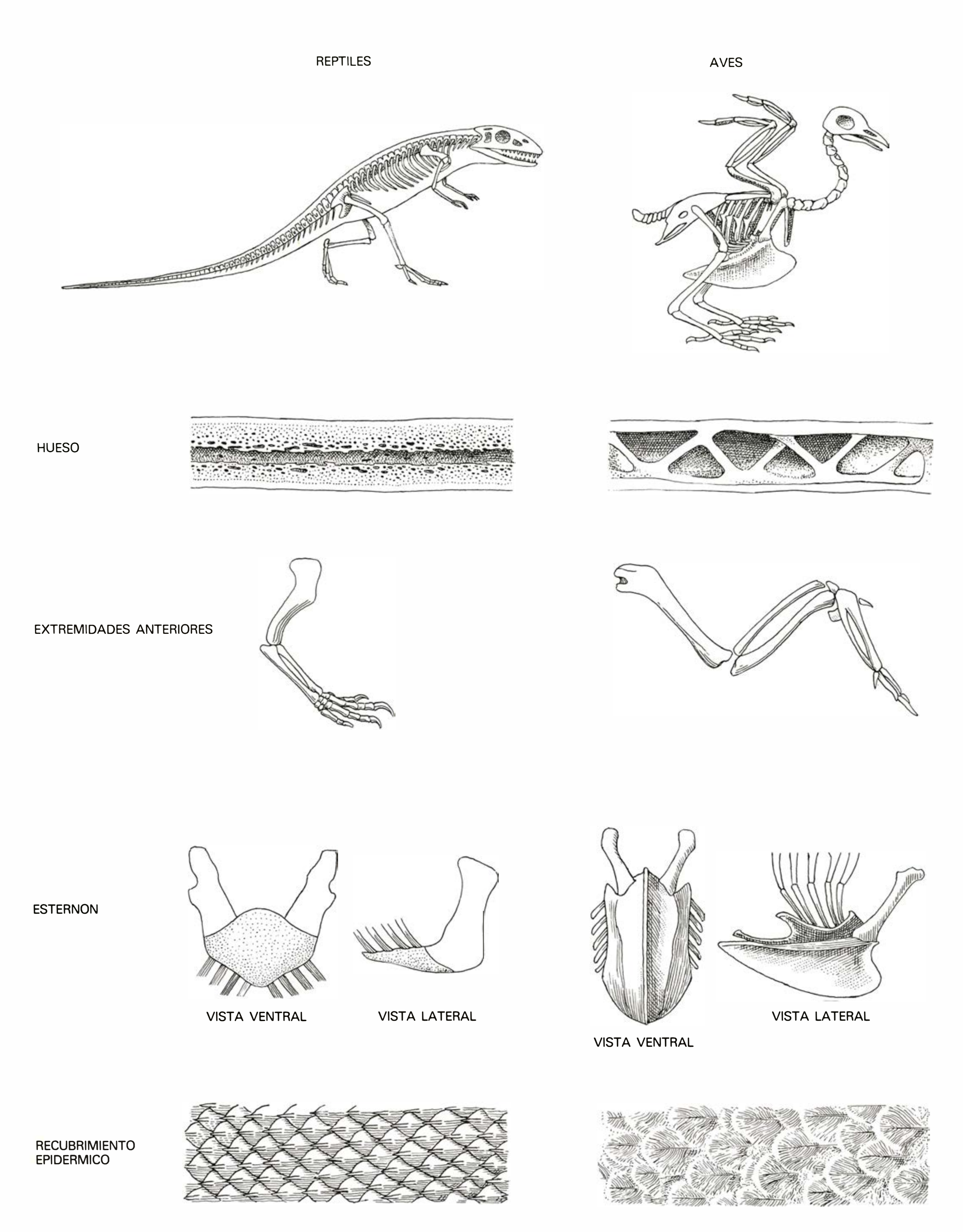
Sin embargo, las formas vivas son algo más que múltiples y diversas. Los organismos se adecuan notablemente bien al ambiente en que viven. Presentan una morfología, una fisiología y un comportamiento que, según parece, han sido cuidadosa y hábilmente diseñados para capacitar a cada organismo a fin de que se adapte al mundo que le rodea y pueda subsistir en él.

Fue precisamente esta maravillosa adecuación de los organismos al ambiente, mucho más que la gran diversidad de formas, la principal prueba de un Sumo Hacedor. Darwin se dio cuenta de que, para que una teoría naturalista de la evolución tuviera éxito, habría de explicar la evidente perfección de los organismos y no simplemente su variabilidad. Muy al principio de *El origen de las especies* escribió: "Al considerar el origen de las especies, es perfectamente concebible que un naturalista... llegara a la conclusión de que cada especie... procedía, al igual que las variedades, de otras especies. No obstante, tal conclusión, aun cuando estuviera bien fundada, no sería satisfactoria hasta tanto no se demostrara cómo se modificaron las innumerables especies que habitan nuestro planeta hasta adquirir la perfección de estructura y coadaptación que muy justamente admiramos". Además, Darwin sabía que "órganos de gran perfección y complejidad" representaban una prueba crítica para su teoría, y los agrupó en una sección del capítulo sobre "Dificultades de la teoría". Escribió: "Suponer que el ojo, con todos sus inimitables artificios para ajustar el foco a diferentes distancias, para admitir diferentes cantidades de luz y para corregir las aberraciones de esfericidad y cromáticas, pudiera haberse formado por selección natural, confieso tranquilamente que parece totalmente absurdo".

Estos "órganos de extremada perfección" fueron sólo los casos polares de un fenómeno más general: la adaptación. La teoría de Darwin sobre la evolución por selección natural estaba destinada a resolver, a la vez, el problema del origen de la variabilidad y el problema del origen de la adaptación. Los órganos complejos fueron una dificultad para la teoría, no en el sentido de que la selección natural no pudiera explicarlos, sino, más bien, en el sentido de que ellos constituyeron su prueba más rigurosa, pues, al afrontarlos, aparecían como la mejor demostración intuitiva de que un artífice divino los había fabricado.

El punto de vista actual sobre la adaptación es que el ambiente plantea ciertos "problemas" que los organismos necesitan "resolver", y que la evolución a través de la selección natural constituye el mecanismo para crear dichas soluciones. La adaptación es el proceso del cambio evolutivo mediante el cual el organismo procura una "solución" al "problema" cada vez mejor, siendo el resultado final la adaptación. En el curso de la evolución de las aves a partir de los reptiles hubo una alteración sucesiva de los huesos, los músculos y la piel de las extremidades anteriores que originó las alas; un aumento en el tamaño del esternón al objeto de proporcionar anclaje a los músculos alares; una reestructuración general de los huesos para hacerlos muy ligeros y fuertes, y el desarrollo de plumas tanto para proporcionar elementos aerodinámicos como un aislamiento ligero. Esta completa reconstrucción de un reptil para dar lugar a un ave se considera un proceso de adaptación importante, mediante el cual las aves solucionaron el problema del vuelo. Pero no hay punto final para la

EJEMPLO DE ADAPTACION a través del "melanismo industrial" de la polilla *Biston betularia*. El aire polucionado mata los líquenes que normalmente colonizarían la corteza de los troncos de los árboles. Sobre la corteza obscura sin líquenes de un roble cerca de Liverpool (Inglaterra) la forma melánica *(negra)* está mejor adaptada; se camufla mejor ante la posible depredación de los pájaros que el tipo salvaje de la mariposa de aspecto claro *(fotografía superior de la página opuesta)*, reemplazada en gran medida por selección natural en las regiones industrializadas de Inglaterra hacia finales del siglo XIX. En la actualidad la calidad del aire está mejorando. Sobre un haya cercana colonizada por algas y el liquen *Lecanora conizaeoides*, que está especialmente bien adaptado a bajos niveles de polución, las dos formas de la polilla son igualmente detectables *(centro)*. Sobre la corteza llena de líquenes de un roble en una zona rural de Gales el tipo salvaje es casi invisible *(abajo)* y predomina en dichas zonas. Las fotografías fueron tomadas por J. A. Bishop, de la Universidad de Liverpool, y Laurence M. Cook, de la Universidad de Manchester.



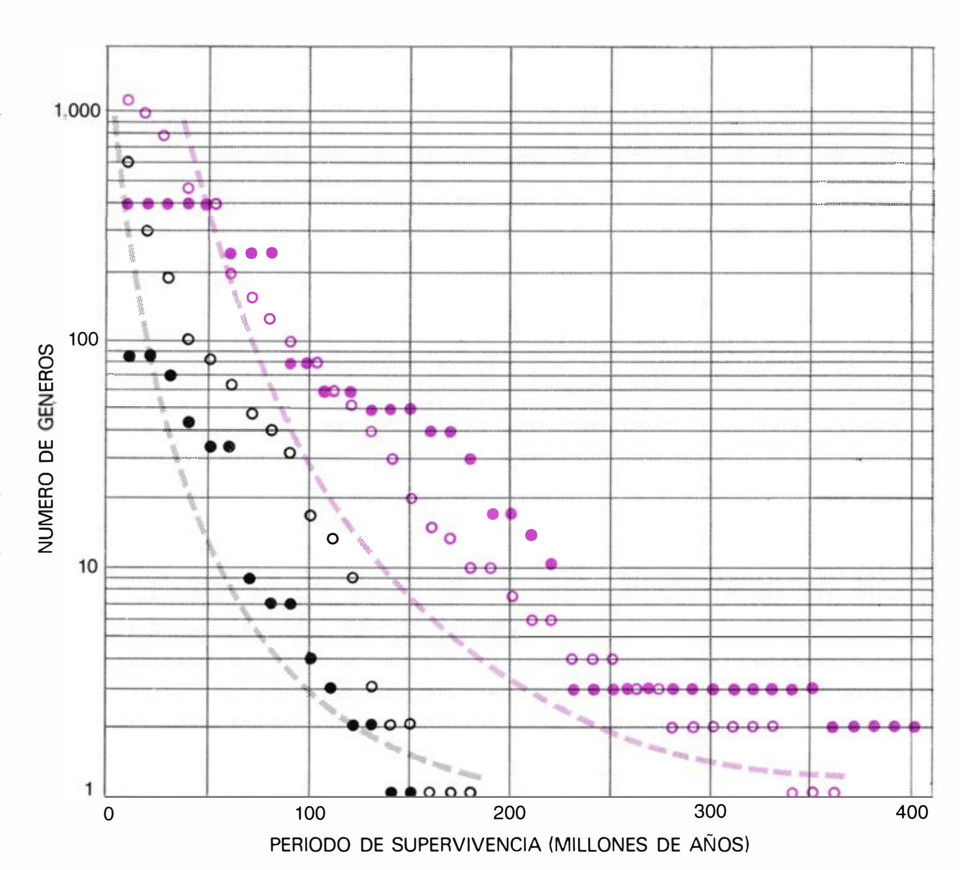
EVOLUCION DE LAS AVES a partir de los reptiles; puede considerarse un proceso de adaptación mediante el cual las aves "resolvieron" el "problema" del vuelo. En la parte superior de la ilustración se compara el esqueleto de una paloma actual *(derecha)* con la de un reptil primitivo: un tecodonto, antecesor triásico de los dinosaurios y las aves. Se modificaron varios aspectos reptilianos para convertirse en estructuras especializadas para el vuelo. Los huesos, pesados y macizos, se reestructuraron para convertirse en ligeros y fuertes; se alargaron las extremidades anteriores (y se transformaron los músculos y la piel que los cubría) para convertirse en alas; el esternón reptiliano se agrandó y se adentró más para servir de anclaje a los músculos alares (en el propio *Archaeopteryx,* la forma jurásica de transición entre reptiles y aves, cuyo esternón se dibuja aquí, era pequeño y superficial); las escamas epidérmicas dieron lugar a las plumas.

adaptación. Habiéndose adaptado al vuelo, algunas aves invirtieron el proceso: los pingüinos se adaptaron a la vida acuática al cambiar sus alas voladoras por alas nadadoras y sus plumas por un recubrimiento impermeable, solucionando así el problema de su existencia acuática.

La idea de adaptación implica un mundo preexistente que plantea un problema cuya solución es la adaptación. Una llave se adapta a una cerradura cortándola y limándola; un aparato eléctrico se adapta a diferentes voltajes mediante un transformador. Aunque el mundo físico fue sin duda anterior al biológico, la teoría evolutiva encuentra ciertas dificultades serias a la hora de definir dicho mundo en función de la adaptación. Estas se resumen en la dificultad general de definir el "nicho ecológico". El nicho ecológico es una descripción pluridimensional del ambiente en su conjunto y del modo de vida de un organismo. En esa descripción entran factores físicos, como temperatura y humedad; factores biológicos, como naturaleza y cantidad de recursos alimenticios y número de depredadores, y factores etológicos del propio organismo, como organización social, pautas de movimiento y ciclos de actividad diarios y estacionales.

La primera dificultad es que si la evolución se describe como el proceso de adaptación de los organismos a los nichos, entonces los nichos deben preexistir a las especies que tienen que adecuarse a ellos. Es decir, deben existir nichos vacíos en espera de ocupación por la evolución de nuevas especies. Sin embargo, en ausencia de organismos en relación real con el ambiente, hay una infinidad de modos mediante los cuales el mundo puede subdividirse en nichos arbitrarios. Es muy fácil describir "nichos" que están desocupados. Así, ningún organismo subsiste a base de poner huevos, reptar sobre el terreno, comer hierba y tener una vida de varios años. Es decir, no hay serpientes pacedoras, aun cuando las serpientes vivan sobre la hierba. Ni tampoco hay animales de sangre caliente, ovíparos, que coman las hojas tiernas de los árboles, aun cuando las aves habiten en los árboles. Dada cualquier descripción de un nicho ecológico ocupado por un organismo real, se puede imaginar una infinidad de descripciones de nichos desocupados, añadiendo simplemente otra especificación arbitraria. A menos que haya una forma preferida o natural para subdividir el mundo en nichos, la idea pierde todo valor predictivo y explicativo.

Una segunda dificultad respecto de la especificación de nichos vacíos a los que los organismos se adapten estriba en descuidar el papel de los propios organismos en la creación del nicho. Los organismos no sufren el ambiente de manera pasiva, sino que crean y definen el medio en el que habitan. Los árboles reconstruyen el suelo en donde crecen dejando caer hojas y hundiendo en él sus raíces. Los animales pacedores cambian la composición, en lo que a especies se refiere, de las hierbas de las que se alimentan, de tres maneras: por cosecha de las mismas, por deposición de excrementos fertilizantes y por alterar físicamente el terreno. Hay una interacción constante entre el organismo y el medio; por lo cual, aunque la selección natural puede estar adaptando al organismo a una serie concreta de circunstancias ambientales, la evolución del propio organismo cambia dichas circunstancias. Finalmente, los mismos organismos determinan qué factores externos formarán parte de su nicho mediante sus propias actividades. Al construir su nido, el febe hace que la disponibilidad de hierba seca sea una parte importante de su nicho, determinando al mismo tiempo que el nido constituya un elemento del nicho.



TASAS DE EXTINCION de muchas líneas evolutivas; sugieren que la selección natural no mejora necesariamente la adaptación. Los datos, según Leigh Van Valen, de la Universidad de Chicago, muestran la supervivencia de un cierto número de géneros de Equinoideos *(negro)* y Pelecípodos *(color)*, vivientes *(círculos llenos)* y extinguidos *(círculos vacíos)*, que son dos clases de invertebrados marinos. Si la selección natural adecuara los organismos a sus ambientes, los puntos se encontrarían a lo largo de las líneas curvas cóncavas *(líneas curvas interrumpidas)*, lo cual indicaría una menor probabilidad de extinción para los géneros antiguos. Pero los puntos se sitúan a lo largo de líneas rectas, lo cual manifiesta tasas constantes de extinción.

Podemos especificar los nichos ecológicos solamente por los organismos que los ocupan, pero la evolución no puede describirse como un proceso de adaptación debido a que todos los organismos se encuentran ya adaptados. ¿Qué sucede, pues, con la evolución? Una solución de esta paradoja se halla en la hipótesis de la Reina Roja (Red Queen), citada por Leigh Van Valen, de la Universidad de Chicago, refiriéndose al personaje de *Through the Looking Glass* que tenía que seguir corriendo para estar siempre en el mismo sitio.

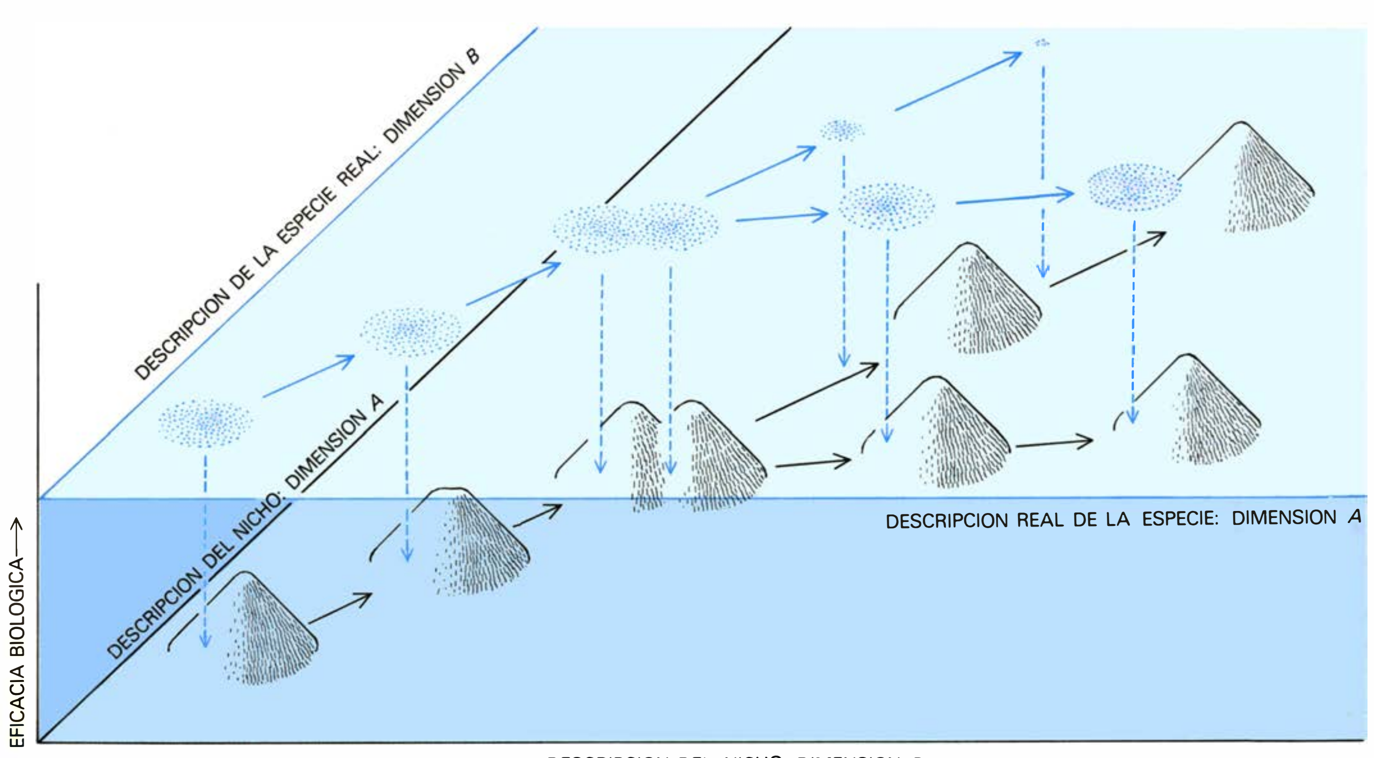
La teoría de Van Valen expone que ambiente está constantemente degradándose con respecto a los organismos existentes, por lo que la selección natural actúa esencialmente capacitando a los organismos para mantener su estado de adaptación, que no para mejorarlo. Las pruebas sobre la hipótesis de la Reina Roja proceden del examen de los ritmos o tasas de extinción en gran número de líneas evolutivas. Si la selección natural estuviera mejorando realmente la adecuación de los organismos a sus ambientes, entonces cabría esperar que la probabilidad de que una especie llegara a extinguirse en el próximo período de tiempo sería menor para aquellas especies que ya existían desde hacía mucho tiempo, ya que las especies muy perdurables son quizá las que han sido mejoradas por selección natural. Sin embargo, los datos demuestran que la probabilidad de extinción de una especie parece ser constante, característica del

grupo al que pertenece e independiente a la vez de si las especies existieron por mucho o poco tiempo. En otras palabras, la selección natural, cuando actúa durante largo tiempo, no parece mejorar la probabilidad de supervivencia de la especie sino simplemente la capacita para "seguir la pista" del, o hacer frente al, constante cambio ambiental.

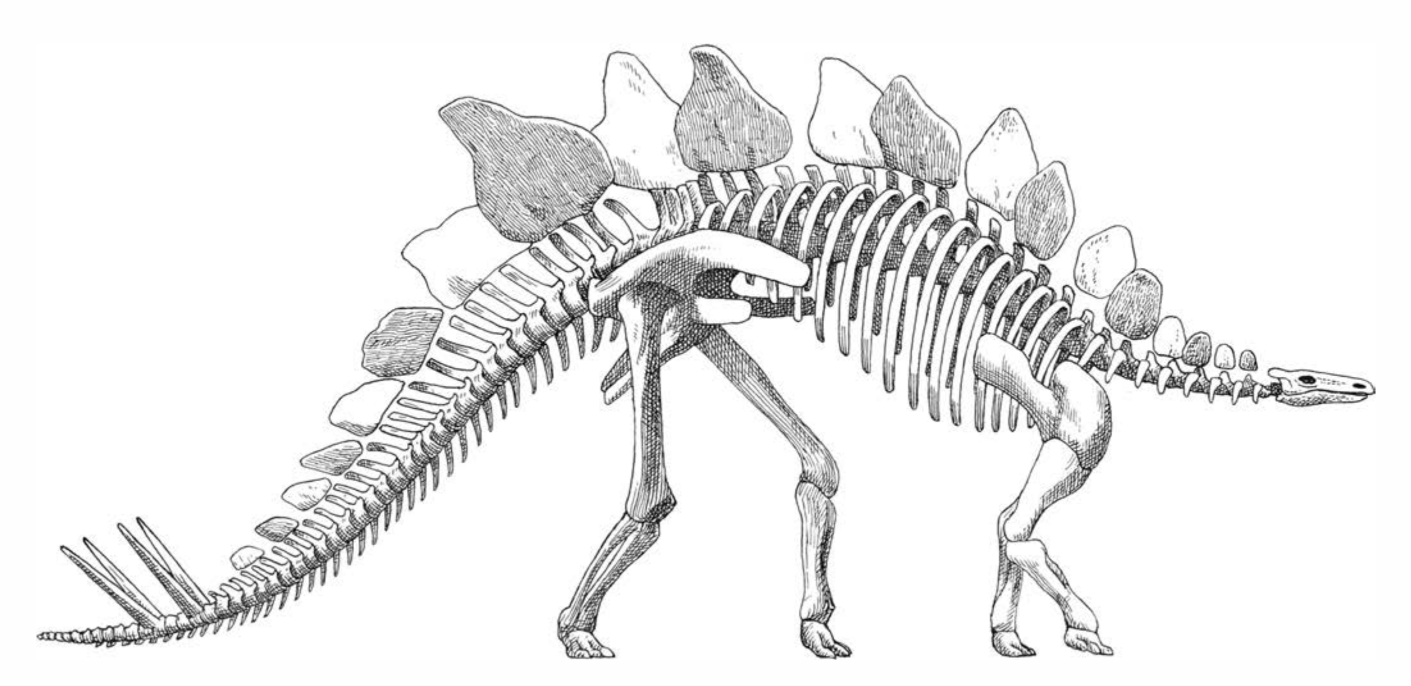
La hipótesis de la Reina Roja explica también la extinción (y los esporádicos aumentos espectaculares en abundancia y amplitud de las especies). Para que una especie persista ante un ambiente en constante cambio, debe tener suficiente variabilidad heredable del tipo adecuado para cambiar adaptativamente. Por ejemplo, cuando una región se hace más árida a causa de las progresivas modificaciones en el régimen de lluvias, las plantas pueden responder desarrollando un sistema radicular más profundo o una cutícula foliar más gruesa, pero sólo en caso de que su acervo génico presente variabilidad genética para el aumento en longitud de la raíz o el engrosamiento de la cutícula; y únicamente tendrá éxito si hay bastante variabilidad genética para que la especie pueda cambiar al ritmo que lo hace el ambiente. Pero la especie se extinguirá cuando la variabilidad genética resulte inadecuada. Los recursos genéticos de una especie son limitados, y, en algún momento, el ambiente cambiará de forma tan brusca que la especie acabará extinguiéndose irremisiblemente.

La teoría del seguimiento al ambiente parece, a primera vista, que resuelve el problema de la adaptación y el nicho ecológico. Mientras que en un mundo yermo no hay una manera clara de dividir el ambiente en nichos preexistentes, en un mundo ocupado por muchos organismos el planteamiento del problema cambia. Los nichos ya están definidos por los organismos. Pequeños cambios en el medio significan pequeños cambios en las condiciones de vida de dichos organismos, por lo que los nuevos nichos a los cuales deben adaptarse se hallan, en cierto sentido, muy cerca de los antiguos en el espacio pluridimensional de nichos. Además, los organismos que ocuparán estos nichos ligeramente modificados deben venir, a su vez, de los nichos que había antes, de manera que los tipos de especies que pueden evolucionar están estrictamente limitados a aquellos que son prácticamente iguales que sus antecesores inmediatos. Esto garantiza, al propio tiempo, que los cambios inducidos en el ambiente por el organismo que ha evolucionado serán también pequeños y continuos en el espacio del nicho. El cuadro de adaptación que se desprende es el de un movimiento muy lento del nicho a través del espacio del nicho, acompañado por un cambio muy lento registrado en las especies, siempre ligeramente retrasado, ligeramente mal adaptado, acabando por extinguirse en cuanto no pueda mantenerse acoplado a un medio en constante transformación; fatalidad que se debe a la pérdida de variabilidad genética sobre la que pueda actuar la selección natural. Desde este punto de vista, las nuevas especies se forman cuando dos poblaciones de una misma especie siguen a ambientes respectivos que se van alejando uno de otro a lo largo de un cierto período de tiempo.

Pero la teoría del seguimiento al ambiente no predice ni explica lo que resulta más llamativo en la evolución: la inmensa diversificación de organismos que ha acompañado, por ejemplo, a la ocupación de la tierra a partir del agua, o del aire a partir de la tierra. ¿Por qué surgieron animales de sangre caliente en un momento en que los animales de sangre fría eran todavía abundantes y llegaron a coexistir con ellos? La aparición de formas de vida completamente nuevas, de maneras de subsistir, equivale a la ocupación de un mundo que estaba vacío y nos remite al nicho vacío, preexistente, que espera su colonización. Sin duda alguna, hubo en el pasado formas de ganarse la vida que no estaban explotadas y que fueron luego "descubiertas" o "creadas" por organismos existentes. No hay modo de explicar y predecir tales adaptaciones evolutivas a



LAS ESPECIES SIGUEN AL AMBIENTE a través del espacio del nicho, según el punto de vista de la adaptación. El nicho, visualizado como un "pico adaptativo" va cambiando (moviéndose hacia la derecha); un lento cambio de las poblaciones de la especie *(puntos coloreados)* trata de mantenerse en el nicho, siempre un poco por detrás del pico. A medida que el ambiente se transforma, el pico único se convierte en dos picos diferentes, y se van alejando dos poblaciones para formar especies distintas. Una especie no puede mantenerse con el rápido cambio ambiental, llegando a estar menos adaptada (retrasándose cada vez más respecto del pico cambiante) y se extingue. El espacio del nicho y el espacio de la especie tienen aquí, arbitrariamente, sólo dos dimensiones.



EL ESTEGOSAURIO, enorme dinosaurio hervíboro del período jurásico, poseía una serie de placas óseas a lo largo del dorso. ¿Se trataba de una solución al problema de la defensa, del reconocimiento en el cortejo o de la regulación del calor? Un análisis de ingeniería revela aspectos que son característicos de los reguladores de calor: estructura porosa (que sugiere una gran riqueza de vasos sanguíneos), placas especialmente grandes sobre las zonas más voluminosas del cuerpo, dispuestas de un modo alternante a lo largo de la columna, una constricción cercana a la base. (El esqueleto se halla en el American Museum.)

menos que puedan describirse a priori nichos sobre la base de algunos principios físicos, antes de que los organismos vengan a ocuparlos.

No se trata de una tarea fácil, como lo indican experimentos llevados a cabo, por vía de ensayo en Marte y en Venus, delineados para detectar la vida a partir de tales supuestos apriorísticos. Los instrumentos están habilitados para detectar fenómenos vitales mediante el registro de crecimiento en soluciones nutritivas; las soluciones en cuestión están preparadas de acuerdo con nuestro conocimiento sobre lo que ocurre en el caso de microorganismos terrestres; por lo que los ensayos habrían de detectar sólo microorganismos cuyos nichos ecológicos fueran iguales a los de la tierra. Si la vida marciana y venusina divide el ambiente de manera totalmente inesperada, quedarán sin registrar. Lo que los diseñadores de dichos instrumentos nunca soñaron fue que podía suceder lo contrario: que la naturaleza del ambiente físico de Marte podría ser tal que, cuando se le suministrara un nicho ecológico terrestre, las reacciones inorgánicas podrían tener una apariencia similar a la vida. Y eso pudo ser exactamente lo que sucedió. Cuando se puso suelo marciano en el caldo nutritivo del vehículo espacial hubo una producción súbita de anhídrido carbónico y luego: nada. O bien fue que un tipo de vida raro comenzó a crecer mucho más rapidamente que cualquier microorganismo terrestre y luego se intoxicó por su propia actividad en un ambiente extraño, o bien que el suelo marciano es de tal naturaleza que su contacto con el caldo nutritivo dio lugar a un proceso catalítico totalmente inesperado. En ambos casos el experimento para detectar vida en Marte ha fracasado en el problema de definir nichos ecológicos sin organismos.

Gran parte de la biología evolutiva es el desarrollo de un programa de adaptación. Los biólogos expertos en evolución suponen que cada uno de los aspectos morfológicos, fisiológicos y etológicos de un organismo ha sido moldeado por selección natural como solución a un problema planteado por el ambiente. A los biólogos evolucionistas compete, por tanto, construir un argumento plausible de cómo cada parte funciona cual si fuera un mecanismo de adaptación. Así, los especialistas en anatomía funcional estudian la estructura de las extremidades de los animales y analizan sus movimientos fotografiándolos a cámara lenta, y comparando la acción y estructura del aparato locomotor de diferentes animales.

Su interés no es, sin embargo, meramente descriptivo. Su trabajo está informado por el programa de adaptación, y su propósito es explicar los rasgos anatómicos concretos demostrando que están bien adaptados a la función que realizan. Los etólogos y sociobiólogos evolucionistas desarrollan el programa de adaptación en la esfera del comportamiento animal; aportan una explicación adaptativa de las diferencias entre especies respecto del tipo de cortejo, comportamiento alimentario, tamaño del grupo, agresividad, y así sucesivamente. En cada caso suponen, como el morfólogo funcional, que el comportamiento es adaptativo, y que el objeto de su análisis es revelar la adaptación concreta.

La disección de un organismo en partes, cada una de las cuales se considera como una adaptación específica, requiere dos series de decisiones apriorísticas. Debe decidirse, primero, la forma apropiada de dividir al organismo y, luego, hay que describir qué problema soluciona cada parte. Esto implica describir, pormenorizados, el organismo y el ambiente, para relacionar después las distintas descripciones mediante juicios de funcionalidades; se puede comenzar con los problemas y tratar de suponer qué aspecto del organismo encierra la solución, o comenzar con el organismo y luego adscribir funciones adaptativas a cada parte.

Por ejemplo, para los individuos de una misma especie constituye un problema reconocerse durante la época de celo, ya que los errores significan un gasto de tiempo, de energía y de gametos en el cortejo y en el apareamiento sin la producción de descendencia viable; los caracteres de la especie, como marcas de color peculiares, comportamiento especial en el cortejo, señales acústicas singulares durante la época de celo, olores y lugar y tiempo de actividad restringidos pueden considerarse adaptaciones específicas para el adecuado reconocimiento de las posibles parejas. Por otro lado, las grandes placas óseas de forma de hoja que recorren el dorso del dinosaurio *Stegosaurus* constituyen una característica específica a la que hay que buscarle una función adaptativa. Se han dado diversas explicaciones: solución al problema de la defensa (haciendo que el

animal parezca mayor u obstaculizando directamente el ataque de los depredadores), al problema del reconocimiento en el cortejo y al problema de la regulación de la temperatura (en el sentido de que las usaba de aletas refrigeradoras).

Los mismos problemas que surgieron al decidir sobre una descripcion adecuada del nicho ecológico sin el organismo, se vuelven a plantear cuando se trata de describir el propio organismo. ¿Es la pata una unidad evolutiva, de suerte que se pueda deducir la función adaptativa de la pata? Si es así, ¿qué podemos decir acerca de una parte de la pata, por ejemplo del pie, o de un solo dedo, o de un hueso de un dedo? La evolución del mentón humano constituye un ejemplo instructivo. La evolución morfológica humana se puede describir en general como una progresión "neoténica". Es decir, los niños y adultos de la especie humana se parecen a las formas fetal y juvenil de los antropoides mucho más que a los antropoides adultos: es como si los seres humanos nacieran en un estadio más primitivo de desarrollo físico que los antropoides, y no maduraran tanto a lo largo de la vía de desarrollo de los antropoides. Así, la proporción relativa del tamaño del cráneo respecto del tamaño del cuerpo es aproximadamente la misma en antropoides recién nacidos y en seres humanos, mientras que los antropoides adultos tienen el cuerpo mucho mayor en relación con su cabeza que los humanos; en efecto sus cuerpos "van más allá".

La excepción a la regla de la neotenia humana reside en el mentón, que se desarrolla bastante en los seres humanos, en tanto que ni los antropoides jóvenes ni los adultos tienen mentón. Los intentos por explicar el mentón del hombre como una adaptación específica seleccionada para crecer más fracasaron en su afán persuasivo. Finalmente se constató que, en sentido evolutivo, ¡el mentón no existe! Hay dos zonas de crecimiento en la mandíbula inferior: la zona dentaria, que es la estructura ósea de la mandíbula, y la zona alveolar, en donde se sitúan los dientes. Ambas zonas, dentaria y alveolar, presentan neotenia; una y otra región han ido empequeñeciéndose en la línea evolutiva humana. Sin embargo, la zona alveolar ha disminuido algo más rápidamente que la zona dentaria, con el resultado de la aparición de un "mentón" como pura consecuencia de los ritmos relativos de regresión de las dos zonas de crecimiento. Al reconocerse que el mentón es una construcción "mental", pero no una unidad de evolución, desaparece el problema de su explicación adaptativa. (Por supuesto, podemos ir más allá y preguntarnos por qué las zonas de crecimiento dentaria y alveolar han retrocedido a diferente ritmo en la evolución, y luego encontrar una explicación adaptativa para dicho fenómeno.)

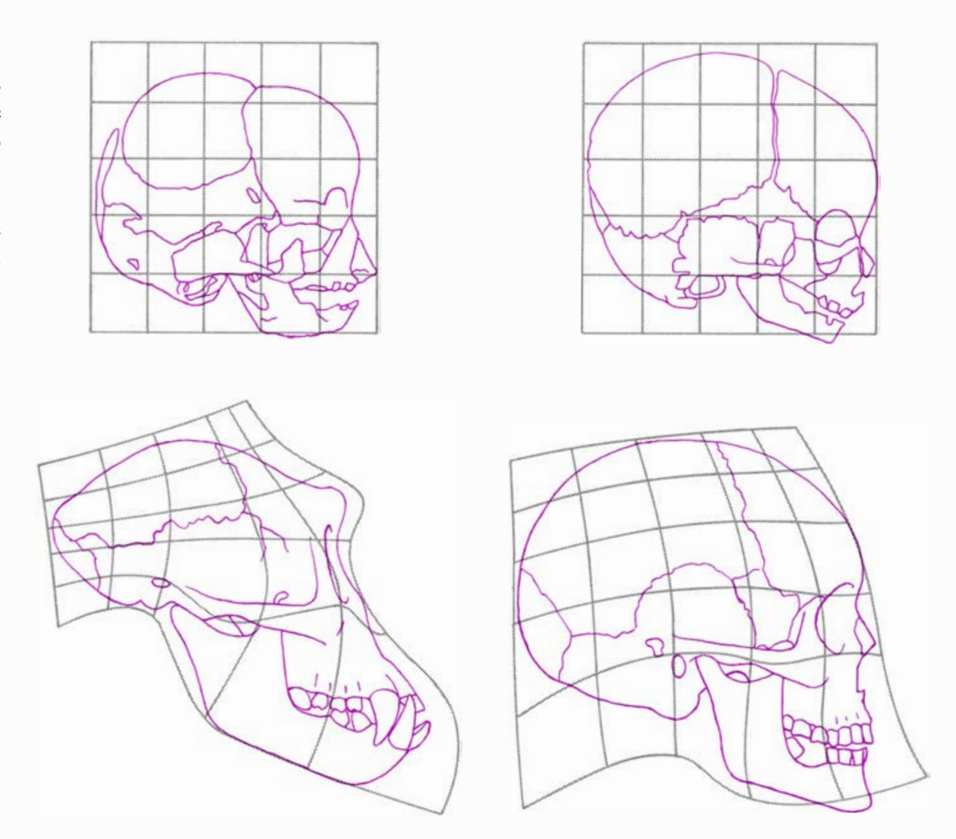
A veces llega a desconocerse la misma topología correcta de la descripción. El cerebro está dividido en regiones anatómicas que se corresponden con ciertas funciones nerviosas separables que se pueden localizar, pero la memoria no es una de dichas funciones. La memoria de hechos concretos parece estar almacenada de un modo difuso en amplias regiones del cerebro en lugar de estar localizada microscópicamente. Cuando se pasa de la anatomía al comportamiento se agudiza el problema de una descripción correcta, y las oportunidades para introducir construcciones mentales arbitrarias como si fueran caracteres evolutivos se multiplican. El comportamiento animal se describe en términos de agresión, división del trabajo, lucha, dominancia, esclavización y cooperación (aún con todo, estos conceptos se han tomado directamente de la experiencia social humana y transferido a los animales).

Decidir cuáles son los problemas resueltos por cada una de las características de un organismo resulta igualmente difícil. Cada rasgo está comprometido en varias funciones, pero nadie osaría afirmar que el carácter es una adaptación a todas ellas. La tortuga verde *Chelonia mydas* es una tortuga marina, de grandes proporciones, que habita en el Pacífico tropical. Una vez al año, las hembras se arrastran penosamente por la arena de la playa con sus aletas delanteras hacia la arena seca, por encima del nivel superior del agua.

EL ANALISIS FUNCIONAL indica cómo están adaptadas la forma externa y la musculatura de dos especies de mejillones a su medio respectivo. ***Mytilus edulis (izquierda)*** **se engancha a las rocas mediante su biso, una especie de penacho filamentoso** ***(arriba).*** **El borde ventral está achatado; los músculos contractores anterior y posterior** ***(centro)*** **se disponen de suerte que su fuerza resultante tira de la parte ventral de la concha hacia el substrato** ***(abajo).*** ***Modiolus demissus (derecha)*** **se engancha a desechos en ciénagas. Su borde ventral forma un ángulo agudo para facilitar la penetración en el substrato; los músculos contractores están dispuestos de tal manera que empujan a su extremo anterior hacia abajo. (Análisis de Steven M. Stanley.)**

Allí pasan largas horas excavando laboriosamente un agujero profundo para sus huevos, usando sus patas posteriores de paletas. Nadie que contemple este penoso proceso describiría a las aletas de las tortugas como adaptaciones a la locomoción terrestre y a la excavación; los animales se desplazan sobre la tierra y cavan con sus aletas porque no disponen de nada mejor. En el otro extremo, aun cuando una característica pueda parecer claramente adaptativa, no debe suponerse que la especie sufrirá si le falta. La piel de un oso polar es una adaptación para la regulación de la temperatura, y un oso polar sin pelo ciertamente se helaría y moriría. El color del pelo de un oso polar es otro asunto. Aunque puede ser una adaptación para el camuflaje, no es en absoluto seguro que el oso polar se llegara a extinguir, ni siquiera que menguara su población, porque fuera marrón. Las adaptaciones no son condiciones necesarias para la existencia de las especies.

En lo referente a las especies extinguidas, cuesta bastante más juzgar el status adaptativo de una característica por la sencilla razón de que tenemos que reconstruir la característica y su función pertinente. En principio no hay modo de asegurar que las placas dorsales del *Stegosaurus* fueron un mecanismo para la regulación del calor, un mecanismo de defensa, una señal para el reconocimiento sexual o todas esas cosas a la vez. Incluso en especies vivientes, en que se pueden llevar a cabo experimentos, persisten dudas. Algunos lagartos actuales tienen una papada brillantemente coloreada debajo de la mandíbula. La papada puede ser una señal de aviso, una atracción sexual o una señal para el reconocimiento entre especies. En principio, experimentos que extirpasen o alterasen la papada podrían decidir cuál es su función. Pero esta cuestión es diferente del problema de su status como adaptación, ya que la afirmación de que es una adaptación implica un argumento histórico en favor de la selección natural como la causa de su origen. Las grandes placas dorsales del *Stegosaurus* pudieron haberse desarrollado en razón de que los animales con placas ligeramente mayores estaban más capacitados para recoger alimento en las horas más calurosas del día que otros individuos. Si incidentalmente, cuando las placas alcanzaran un cierto tamaño, atemorizaban a los depredadores, constituirían una "preadaptación" para la defensa. No podemos distinguir entre la adaptación primaria para la que un carácter evolucionó y las funciones concomitantes que puedan llegar a tener, sin reconstruir antes las fuerzas de la selección natural que operaron durante la evolución real de la especie.



NEOTENIA DEL CRANEO HUMANO, que se hace evidente cuando se delinean en coordenadas transformadas el crecimiento del cráneo del chimpancé *(izquierda)* y del cráneo humano *(derecha)*; queda así patente el desplazamiento relativo de cada parte. Los cráneos del chimpancé y del hombre se parecen mucho más en el estadio fetal *(arriba)* que cuando han llegado a la fase adulta *(abajo)*. El cráneo humano adulto se diferencia también menos de la forma fetal que el cráneo del chimpancé adulto de la suya, excepto en el caso de la mandíbula inferior, que llega a ser relativamente más grande en los seres humanos. Pero el mentón es una construccion mental: resultado de la alometría de la distintas partes de la mandíbula.

El procedimiento normal para juzgar la adaptación de una característica es un análisis de ingeniería del organismo y de su ambiente. El biólogo se encuentra en la situación del arqueólogo que descubre un instrumento sin ningún documento escrito e intenta reconstruir no sólo su modo de acción sino también su finalidad. La hipótesis de que las placas dorsales del *Stegosaurus* constituyeron un mecanismo de regulación del calor se basan: en el carácter poroso de las placas, las cuales disponían probablemente de un abundante riego sanguíneo, en su situación alternante a derecha e izquierda de la línea central (lo que hace pensar en aletas de refrigeración), en su mayor tamaño en las zonas más voluminosas del cuerpo y en la constricción cerca de su base, en donde se hallan próximas a la fuente térmica y serían ineficaces como radiadores de calor.

En teoría, el análisis de ingeniería puede ser cuantitativo o cualitativo, y proporcionar así una prueba más rigurosa de la hipótesis adaptativa. Egbert G. Leigh, Jr., del Smithsonian Tropical Research Institute, planteó la cuestión de la forma ideal de una esponja en el supuesto de que la eficacia alimentaria fuera el problema a resolver. El alimento de la esponja está en suspensión en el agua; el organismo se alimenta haciendo pasar agua a lo largo de su epidermis celular. Una vez procesada el agua por la esponja, debería expulsarse tan lejos del organismo como fuera posible, a fin de que la nueva agua ingerida sea rica en partículas alimenticias. Mediante la aplicación de principios hidrodinámicos sencillos, Leigh pudo demostrar que la forma real de las esponjas es eficiente en grado máximo. Desde luego, las esponjas difieren entre sí en algunos detalles morfológicos por lo que sería necesario un ajuste más fino del argumento para explicar las diferencias interespecíficas. Además, no se puede estar seguro de que la eficiencia alimentaria sea el único problema a resolver por la forma. Si la forma óptima para alimentarse hubiera sido una con muchas protuberancias y ramas finamente divididas en vez de su configuración compacta típica, se podría haber argumentado que la forma constituía un compromiso entre la adaptación óptima para alimentarse y la mayor resistencia a la depredación por parte de pequeños peces ramoneadores.

Se ha sugerido exactamente el mismo compromiso para entender el comportamiento alimentario de algunas aves. Gordon H. Orians, de la Universidad de

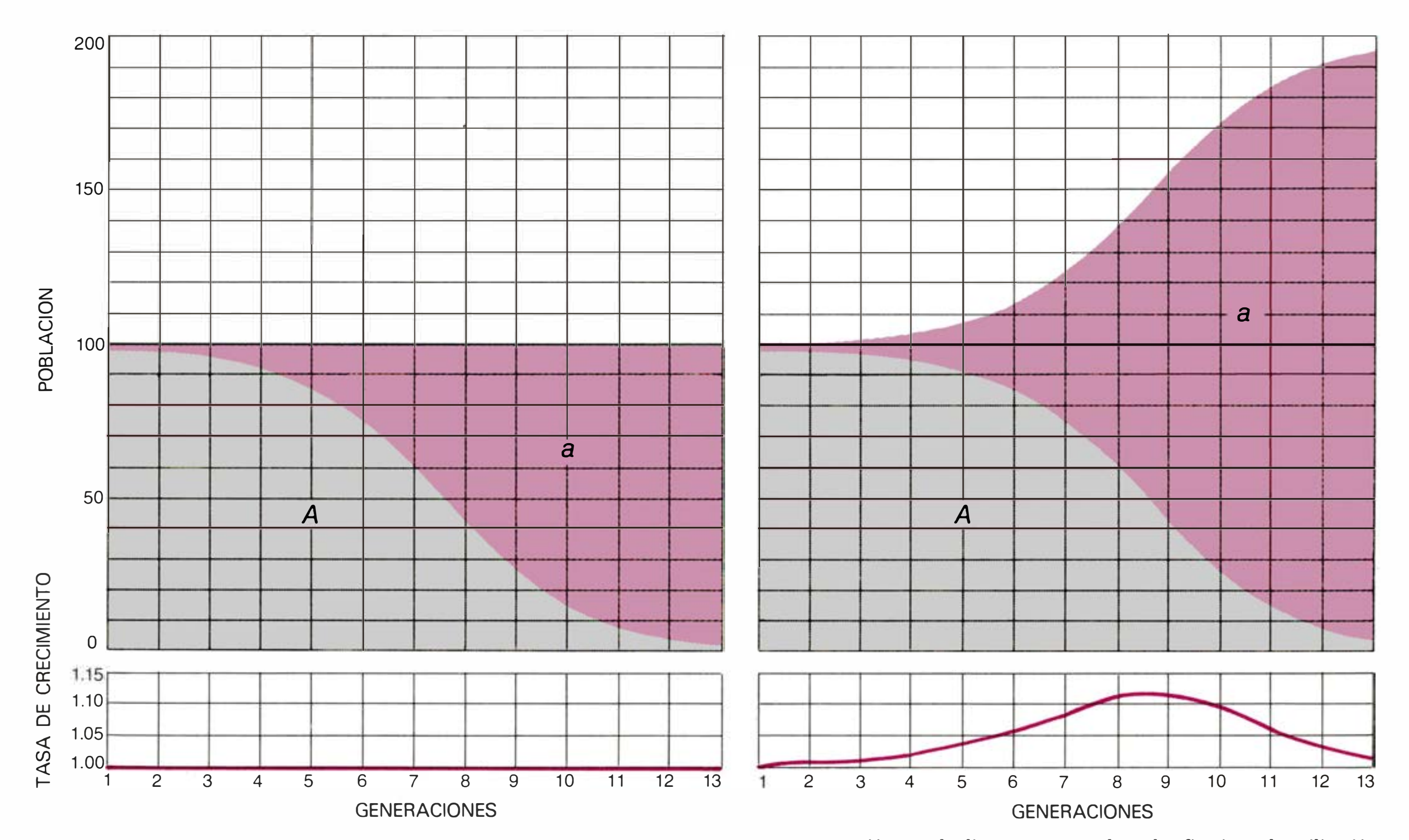
Washington, estudió el comportamiento alimentario de las aves que se alejan volando del nido, recogen alimento y lo traen para su consumo ("lugar central para forrajeo"). Si el ave tuviera que tomar partículas alimenticias indiscriminadamente a medida que las encontrara, el coste energético del ir y volver al nido podría ser mayor que la energía conseguida a partir del alimento. Por otro lado, si el ave eligiera sólo las partículas alimenticias más grandes, podría tener que buscar tanto que, como antes, habría un gasto excesivo de energía. Para cualquier distribución real, en la naturaleza, del tamaño de las partículas alimenticias hay un comportamiento óptimo de recogida para el ave, comportamiento que maximizará su ganancia neta en energía obtenida del alimento. Orians observó que las aves no toman partículas alimenticias al azar, sino que están predispuestas hacia un tamaño de partícula óptimo. Pero tampoco eligen la solución óptima. En opinión de Orians, el comportamiento de recogida del alimento es un compromiso entre la eficiencia energética máxima y el no alejarse demasiado del nido, toda vez que las crías están expuestas a la depredación cuando se quedan solas.

El ejemplo del lugar central para forrajeo ilustra un postulado básico de tales análisis de ingeniería: el de *ceteris paribus* (expresión latina que significa "siendo todas las demás cosas iguales"). Para afirmar en cada caso que una característica es una solución óptima a un problema concreto, debe ser posible observar la característica y el problema aisladamente, siendo todas las demás cosas iguales. Pero si las demás cosas no son iguales, si un cambio en una característica como solución a un problema modifica la relación del organismo con los restantes problemas del ambiente, es imposible llevar a cabo el análisis parte por parte, y quedamos en una posición sin esperanza viendo al organismo en su conjunto como adaptado al ambiente en su conjunto.

El mecanismo mediante el cual se dice que los organismos se adaptan al ambiente es el de la selección natural. La teoría de la evolución por selección natural descansa en tres principios necesarios: individuos distintos dentro de una especie difieren entre sí por su comportamiento, fisiología y morfología (principio de la variabilidad); la variabilidad es de alguna manera heredable, por lo que, como promedio, los descendientes se parecen a sus padres más que a otros individuos (principio de la herencia); variantes distintas dan lugar a diferente número de descendientes, ya sea de inmediato o en generaciones futuras (principio de la selección natural).

Estos tres principios son necesarios y suficientes para explicar los cambios evolutivos por selección natural. Debe haber variabilidad de donde poder seleccionar; dicha variabilidad debe ser heredable, o por el contrario no habría un cambio progresivo de generación en generación, pues se daría una distribución al azar de la descendencia aun cuando algunos tipos dejaran más descendientes que otros. Pero los tres principios nada dicen sobre la adaptación. En sí mismos únicamente predicen cambios ocasionados por el éxito reproductivo diferencial, sin hacer ningún juicio anticipado sobre la adecuación de los organismos a un nicho ecológico o la solución de los problemas ecológicos.

Darwin introdujo la adaptación en la teoría evolutiva mediante un cuarto principio: Las variaciones que favorecen la supervivencia de un individuo en competencia con otros organismos, y a pesar de la tensión ambiental, tienden a aumentar el éxito reproductivo y, por tanto, tienden a conservarse (principio de la lucha por la existencia). Darwin dejó claro que la lucha por la existencia, que dedujo del trabajo de Thomas Malthus *Un ensayo sobre el principio de la población*, incluye algo más que la competencia real de dos organismos por



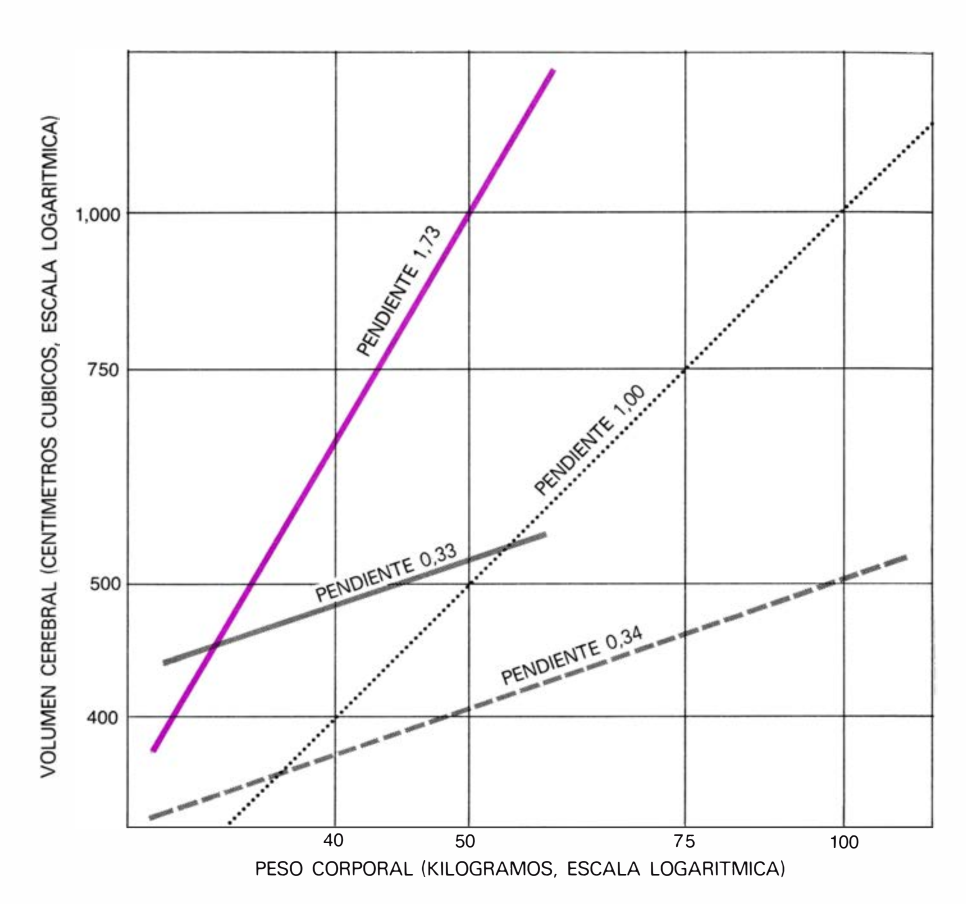
DOS MUTACIONES DISTINTAS tienen distintos resultados demográficos en una población de 100 insectos con recursos limitados. En un caso (*izquierda*), surge una mutación que dobla la fecundidad de sus portadores. El nuevo tipo (*a*) sustituye al tipo antiguo (*A*), pero la población total no aumenta: la tasa de crecimiento (*abajo*) permanece igual a 1,00. En el otro caso (*derecha*), surge una mutación que duplica en sus portadores la eficacia en la utilización de los recursos. En este caso la nueva población crece más rápidamente, pero sólo durante un breve período; por último, la tasa de crecimiento disminuye a 1,00 y la población total se estabiliza en 200. El problema a resolver será: ¿Han dado lugar ambas mutaciones a una población que está mejor adaptada?

los mismos escasos recursos. Escribió: "Debo aclarar que utilizo el término "lucha por la existencia" en un sentido amplio y metafórico... Puede decirse ciertamente que dos perros en tiempos de escasez luchan entre sí para obtener alimento y sobrevivir. Y de un vegetal que habita en el límite del desierto se dice que lucha por su existencia contra la sequía".

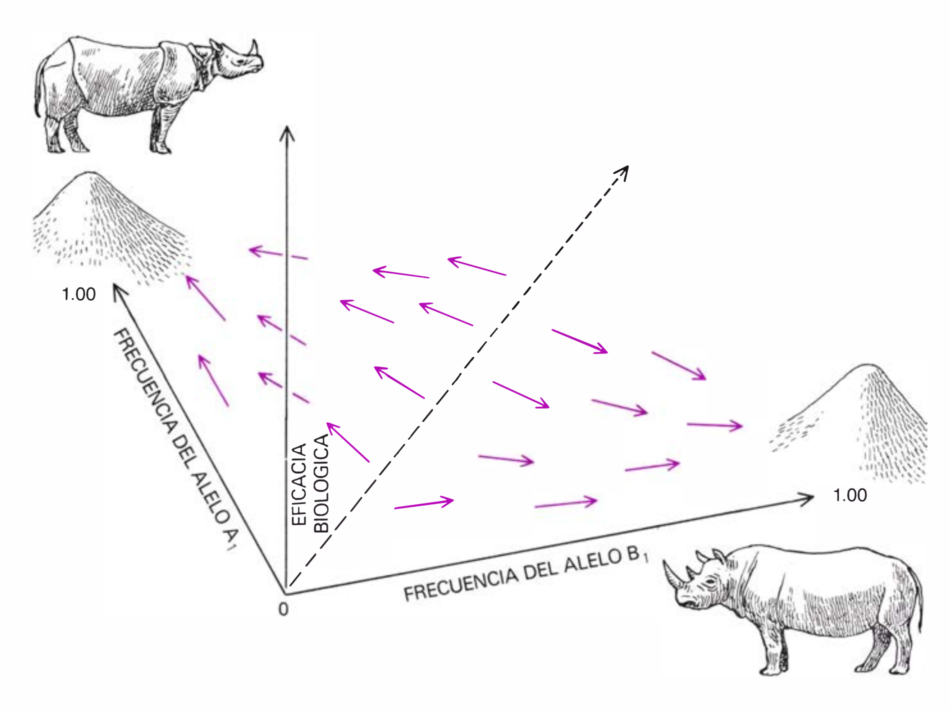
La diversidad, ocasionada por varios mecanismos de reproducción y mutación, ocurre en principio al azar, pero la diversidad que se observa en el mundo real es nodal: los organismos tienen un número finito de rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento, y ocupan un número finito de nichos. La selección natural, actuando bajo la presión de la lucha por la existencia, origina los nodos. Los nodos son "picos adaptativos", y se dice que las especies u otras formas que ocupan un pico están adaptadas.

Más concretamente, la lucha por la existencia ofrece un mecanismo para predecir, entre dos organismos, cuál dejará mayor descendencia. Un análisis de ingeniería puede determinar, de dos formas de cebra, cuál puede correr con mayor celemidad y escapar así más fácilmente de los depredadores; dicha forma dejará más descendientes. Un análisis podría predecir la posible evolución de la locomoción de la cebra, incluso en ausencia de las diferencias reales que hubiera entre los individuos, ya que un ingeniero avispado podría imaginar pequeñas mejoras en el diseño que darían lugar a una cebra más veloz.

Cuando se considera que la adaptación resulta de la selección natural bajo la presión de la lucha por la existencia, se la sobreentiende como una condición relativa, no como una condición absoluta. Aun cuando una especie pueda sobrevivir en gran número, y por consiguiente pueda estar adaptada en un sentido absoluto, cabe la posibilidad de que surja una nueva forma que tenga un ritmo reproductivo mayor con los mismos recursos, y ocasione la extinción de la forma antigua. La idea de adaptación relativa elimina la aparente tautología que se descubre en la teoría de la selección natural. Sin ella, la teoría de la selección natural manifiesta que los individuos más adaptados tienen una mayor descendencia; define luego al más adaptado como aquel individuo que deja más descendientes. Puesto que algunos individuos tendrán siempre más descendientes que otros por desviación al azar, todo sigue igual de obscuro. Un análisis en el que se proponen los problemas de diseño y se entienden los caracteres como soluciones de diseño, elimina esta tautología al predecir por adelantado qué individuos serán los más adaptados.



ALOMETRIA, o tasa de crecimiento diferencial para partes distintas. La alometría es responsable de muchos cambios evolutivos. Aquí se ilustra por esta comparación de la razón del tamaño del cerebro respecto del peso del cuerpo en cierto número de especies de póngidos, o grandes antropoides *(línea negra a trazos)*, del *Australopithecus*, línea de homínidos extinguida *(línea negra continua)*, y de los homínidos que dieron lugar al hombre actual *(color)*. Una pendiente de menos de 1,00 significa que el cerebro ha crecido más lentamente que el cuerpo. Una pendiente superior a 1,00 indica un cambio claro en la evolución del tamaño cerebral.



DOS ESPECIES pueden tomar senderos evolutivos alternativos bajo presiones de selección similares. El rinoceronte indio tiene un cuerno y el africano dos. En ambos casos, los cuernos constituyen una adaptación protectora, pero el número de cuernos no supone necesariamente una diferencia específicamente adaptativa. Se trata de dos picos adaptativos en un campo de frecuencias génicas, o de dos soluciones al mismo problema; alguna variación en las condiciones iniciales originó dos poblaciones de rinocerontes para responder a presiones similares de forma diferente. Para cada uno de los dos genes supuestos hay dos alelos: A_1 y A_2, B_1 y B_2. Una población un genotipo A_1B_2 tiene un cuerno, y otra población, cuyo genotipo es A_2B_1, dos.

La relación entre la adaptación y la selección natural no es recíproca. Mientras que una mayor adaptación relativa conduce a la selección natural, la selección natural no conduce necesariamente a una adaptación mayor. Comparemos dos situaciones evolutivas. Comencemos con una población, con recursos limitados, de 100 insectos del tipo *A*, que necesitan de una unidad de recurso alimentario por individuo. Surge una mutación, en un nuevo tipo *a*, que dobla la fecundidad de sus portadores, pero no afecta para nada a la eficacia en la utilización de los recursos. Podemos calcular lo que sucede con la composición, tamaño y tasa de crecimiento de la población durante un lapso de tiempo. En una segunda situación comencemos de nuevo con una población de 100 individuos del tipo *A*, pero ahora surge una mutación *a* diferente, que no afecta a la fecundidad de sus portadores, pero dobla su eficacia en la utilización de los recursos. De nuevo podemos estimar la evolución de la población.

En ambos casos el nuevo tipo *a* sustituye al antiguo *A*. En el caso de la primera mutación, sólo cambia la fecundidad; el tamaño de la población adulta y la tasa de crecimiento son los mismos a lo largo del proceso; el único efecto es que se producen el doble de estadios inmaduros para morir antes de la edad adulta. Por otro lado, en el segundo caso la población llega a duplicar el número de adultos y de individuos inmaduros, pero no su fecundidad. En el curso de su evolución la segunda población tiene una tasa de crecimiento mayor que la unidad durante cierto tiempo, pero finalmente alcanza un tamaño constante y deja de crecer.

¿En cuál población de estas dos se encontrarían los individuos mejor adaptados respecto de los individuos de la población anterior? Aquellos con una fecundidad mayor estarían mejor dotados contra accidentes tales como un súbito cambio de la temperatura, pues tendrían una mayor probabilidad de que algunos de sus huevos sobrevivieran. Por otro lado su descendencia sería más susceptible a enfermedades epidémicas de las formas inmaduras y a los depredadores que se concentraran sobre las formas inmaduras más numerosas. Los individuos de la segunda población estarían mejor adaptados a una disminución temporal de los recursos, pero también serían más susceptibles a los depredadores o a las epidemias que atacan a los adultos con una intensidad que es razón dependiente de la densidad. Por tanto, resulta de todo punto imposible predecir si un cambio introducido por selección natural aumentará o disminuirá la adaptación en general. Ni podremos sostener que la población como un todo se encuentre en mejor situación en un caso que en el otro. Ninguna población continúa creciendo o está necesariamente menos sujeta a la extinción, ya que el número mayor de estadios inmaduros o adultos presenta el mismo riesgo para la población en conjunto que para familias individuales.

Por desgracia, la idea de adaptación relativa necesita también la suposición *ceteris paribus;* en la práctica, pues, tampoco será fácil predecir qué forma de las dos dejará más descendencia. Una cebra que tenga los huesos de las patas más largos que la capaciten para correr más de prisa que otras cebras dejará más descendientes sólo en las tres hipótesis siguientes: que la huida de los depredadores constituya el problema a resolver, que una velocidad ligeramente mayor disminuya la probabilidad de ser capturado y que los huesos más largos de las patas no obstaculicen otros procesos fisiológicos limitantes. Los leo-

BALLENA

FOCA

PINGÜINO

PEZ

SERPIENTE DE AGUA

LA REALIDAD DE LA ADAPTACION se demuestra por el hecho indiscutible de que grupos de animales no emparentados responden a presiones selectivas similares con adaptaciones similares. El desplazamiento en el agua requiere un tipo concreto de estructura. Y así la ballenas y las focas tienen aletas pectorales y posteriores (de cola), los pingüinos alas, los peces aletas y las serpientes, una sección transversal aplanada.

nes pueden apresar principalmente cebras viejas o enfermas que, en cualquier caso, morirían pronto, pero no está claro si es la velocidad lo que limita la capacidad de los leones para capturar cebras. Una mayor velocidad puede costar a la cebra algo de su eficacia alimentaria; si es limitante el alimento, y no la depredación, podría darse lugar a una desventaja selectiva clara al resolver inadecuadamente el problema. Finalmente, un hueso más largo podría romperse con mayor facilidad, o podría necesitar mayores recursos para el desarrollo y mayor energía metabólica para producirlo y mantenerlo, o podría cambiar la eficacia de la contracción de los músculos correspondientes. En la práctica el análisis de la adaptación relativa es una partida difícil, a menos que se domine en profundidad el ciclo biológico de un organismo.

No todos los cambios evolutivos se pueden comprender en términos de adaptación. En primer lugar, algunos cambios ocurrirán directamente por selección natural, pero no serán adaptativos; tal ocurre con los cambios en la fecundidad y en la eficiencia para alimentarse, antes citados en un ejemplo hipotético.

En segundo lugar, muchos cambios se dan indirectamente como consecuencia de alometría, o crecimiento diferencial. La tasa de crecimiento difiere en las distintas partes de un organismo, por cuyo motivo los elementos componentes de los grandes organismos no tienen todos la misma proporción. Dicha alometría es intra e interespecífica. Entre distintas especies de primates, el cerebro aumenta de tamaño más lentamente que el cuerpo; los antropoides pequeños tienen un cerebro proporcionalmente mayor que los grandes antropoides. Por ser constante para todos los antropoides el crecimiento diferencial, se hace innecesario buscar una razón adaptativa para que los gorilas tengan un cerebro relativamente menor que los chimpancés, por ejemplo.

En tercer lugar, existe el fenómeno de la pleiotropía. Los cambios en un gen tienen muchos efectos diferentes en la fisiología y el desarrollo de un organismo. La selección natural puede actuar en el sentido de aumentar la frecuencia del gen debido a que uno de los efectos, pleiotrópico o no, está siendo simplemente arrastrado. Por ejemplo, un enzima que ayude a desintoxicar sustancias venenosas convirtiéndolas en pigmentos insolubles se seleccionará por sus propiedades desintoxicantes. Como consecuencia cambiará el color del organismo, pero no será necesaria ni correcta ninguna explicación adaptativa que involucre al color.

En cuarto lugar, pueden resultar adaptativos muchos cambios evolutivos, sin obligación de que lo sean las diferencias entre especies respecto del carácter; las diferencias pueden constituir meras soluciones alternativas del mismo problema. La genética de poblaciones predice que si más de un gen influye en un carácter, puede haber a menudo varios equilibrios, alternativos y estables, de la composición genética incluso cuando se mantenga la misma fuerza de selección natural. Cuál de estos picos adaptativos, en el espacio de la composición genética, habrá de alcanzar una población, depende por completo de sucesos aleatorios en los comienzos del proceso selectivo. (Encontramos una analogía exacta en el juego del billar americano. El agujero por donde caerá la bola, bajo las fuerzas constantes de la gravitación, dependerá de pequeñas variaciones en las condiciones iniciales cuando la bola entró en juego.) Así, el rinoceronte indio tiene un cuerno y el africano dos. Los cuernos son una adaptación protectora contra los depredadores, pero no es cierto que un cuerno sea específicamente adaptativo en las condiciones de la India como opuesto a los dos cuernos en las sabanas africanas. Comenzando con dos sistemas de desarrollo algo diferentes, las dos especies respondieron a las mismas fuerzas selectivas de manera ligeramente diferente.

Por último, es probable que muchos cambios en la evolución se deban puramente al azar. En la actualidad, los especialistas en genética de poblaciones están profundamente divididos acerca de la proporción de acuerdo con la cual la evolución de los enzimas y de otras moléculas obedece a la selección natural y la proporción que corresponde a la acumulación aleatoria de mutaciones. Se ha demostrado que es muy difícil obtener pruebas de cambios en los enzimas provocados por selección, por no hablar de pruebas de cambios adaptativos; el grueso de las pruebas que hoy se aducen corroboran que gran parte de las sustituciones de aminoácidos en la evolución resultó de la fijación al azar de mutaciones en poblaciones pequeñas. Tales fijaciones aleatorias pueden de hecho acelerarse por selección natural si el gen no seleccionado está ligado genéticamente a otro que sí está afectado por la selección. En ese caso, el gen no seleccionado pasará a dar en altas frecuencias dentro de la población como si fuera un "autoestopista".

Si el programa adaptacionista está tan repleto de escollos y si hay tantas explicaciones alternativas del cambio evolutivo, ¿por qué los biólogos no abandonan de una vez ese programa? Hay dos razones que obligan. Por un lado, aun cuando la afirmación de una adaptación universal resulta difícil de probar debido a que suposiciones simplificadoras y explicaciones ingeniosas pueden casi siempre terminar en explicaciones adaptativas "ad hoc", al menos en principio algunas de las suposiciones pueden probarse en varios casos. Una forma menos rígida de explicación evolutiva que explique algún porcentaje de los casos por adaptación y deje el resto a la alometría, pleiotropía, fijación de genes al azar, ligamiento y selección indirecta, sería totalmente imposible de demostrar. Dejaría libre al biólogo para proseguir con el programa adaptacionista en los casos fáciles, en tanto que los difíciles irían al cajón de sastre del azar. En cierto sentido, pues, el biólogo está forzado al programa adaptacionista estricto, porque las alternativas, aunque indudablemente operativas en muchas ocasiones, no pueden comprobarse en casos concretos.

Por otro lado, abandonar completamente la noción de adaptación para observar simplemente los cambios históricos y describir sus mecanismos en términos del diferente éxito reproductivo de tipos distintos, sin explicación fundamental, sería como arrojar un bebé a una bañera. La adaptación es un fenómeno real. No es un accidente que los peces, las focas, los pingüinos y las ballenas tengan aletas, e incluso que las serpientes acuáticas estén aplanadas lateralmente. El problema de la locomoción en un ambiente acuático es un problema real que han resuelto aproximadamente del mismo modo muchas líneas evolutivas no emparentadas. Por consiguiente se pueden elaborar argumentos adaptativos a propósito de los apéndices natatorios. Lo cual significa, a su vez, que en la naturaleza la asunción *ceteris paribus* debe ser factible.

Y únicamente puede serlo si tanto la selección entre las condiciones del carácter como la eficacia reproductiva poseen dos peculiaridades: continuidad e independencia casi total. La continuidad significa que pequeños cambios en una característica deben dar lugar sólo a pequeños cambios en relaciones ecológicas; un cambio muy pequeño en la forma de una aleta no puede originar cambios notables en el reconocimiento sexual, o convertir de pronto al organismo en presa atractiva de nuevos depredadores. Una independencia casi total significa que hay una gran variedad de vías alternativas, a través de las cuales puede cambiar una característica dada, por lo que algunas de ellas permitirán que la selección actúe sobre la característica sin alterar otras del organismo en una estrategia compensadora; las relaciones pleiotrópicas y alométricas deben de ser cambiables. La continuidad y la independencia casi total son las peculiaridades fundamentales del proceso evolutivo. Sin ellas, los organismos, tal como los conocemos, no podrían existir, pues la evolución adaptativa hubiera sido inimaginable.

Juegos matemáticos

Problemas sobre la matriz de Conway, cubos que son polícromos y dominós tridimensionales

Martin Gardner

Acaba de publicarse el primero de los dos volúmenes de *Percy Alexander MacMahon: Collected Papers*. Recopilados y editados con habilidad y admiración por George E. Andrews, matemático de la Universidad del Estado de Pennsylvania, esta colección es la más reciente de la serie de obras completas de matemáticos modernos que están siendo publicadas por la MIT Press bajo la dirección editorial de Gian-Carlo Rota.

Rendimos homenaje este mes a MacMahon porque estuvo intensamente interesado en las matemáticas recreativas. No obstante, su fama reposa sobre trabajos más "serios". En realidad, MacMahon fue uno de los pioneros de la llamada teoría combinatoria, en especial, en el campo de la teoría de partición de números. Su obra magna, en dos volúmenes, *Combinatory Analysis*, ha sido reimpresa por la Chelsea Publishing Company, pero como señala Andrews, menos de la quinta parte de los trabajos de MacMahon guardan relación con dicha obra. Más de la cuarta parte de sus artículos publicados aparecieron después de escribirse el *Combinatory Analysis*. Es notable con qué frecuencia son redescubiertos resultados de MacMahon por matemáticos que hasta ahora no habían tenido fácil acceso a sus voluminosos escritos.

"Con su mostacho, su porte 'Imperio Británico', y peor todavía, con su formación castrense", escribe el profesor Rota en una introducción a los *Collected Papers*, "difícilmente hubiera podido esperarse que MacMahon fuese elegido por la Dirección Central de Escena para el papel de Gran Matemático". Hijo de un general de brigada del ejército británico, nació en la isla de Malta en 1854. Al aproximarse a la veintena ingresó en la Royal Artillery, prestó servicios en la India durante algún tiempo y fue después profesor de física y matemáticas en la Royal Military Academy. Durante 14 años, hasta su muerte, acaecida en 1929, el Mayor MacMahon fue Director Delegado de Pesos y Medidas, dependiente de la Board of Trade.

Cuesta trabajo comprender por qué ningún editor se ha decidido hasta ahora a sacar una nueva impresión de los *New Mathematical Pastimes* de MacMahon, agotados desde hace largo tiempo, publicados en 1921 por la Cambridge University Press. (Esta obra aparecerá en el segundo volumen de *Collected Papers*.) El libro trata de teoría de teselaciones, mosaicos y configuraciones de pavimentación repetitiva, activo campo de investigación en la actualidad. MacMahon aborda el tema mediante los que llama dominós generalizados. Los dominós ordinarios son rectángulos oblongos, con los extremos numerados. Se utilizan en diversidad de juegos, consistentes por lo general en formar cadenas de dominós que cumplan la condición de que los extremos en contacto han de portar números iguales. MacMahon generalizó los dominós ordinarios, tomando en su lugar polígonos convexos capaces de pavimentar el plano. Todos los lados de estos dominós poligonales están rotulados con números, o pintados de colores, de todos los modos posibles (el número de colores está fijado de antemano) con objeto de formar un conjunto completo de polígonos que no contenga dos iguales. (En cada conjunto completo son admisibles las variantes obtenidas por simetría axial, pero no las producidas por giros.)

En mis *New Mathematical Diversions from Scientific American* (hay traducción española: "Nuevos pasatiempos matemáticos", Alianza Editorial, Madrid, 1972) se da una reimpresión de un lejano artículo mío sobre los 24 cuadrados de MacMahon, que representan todas las formas de pintar cada uno de los lados de un cuadrado de uno con tres colores dados. Un artículo posterior dedicado a los 24 triángulos de MacMahon (donde se utilizan cuatro colores para teñir los lados) figura en mi recopilación más reciente, titulada *Mathematical Magic Show*. Los *New Mathematical Pastimes* de MacMahon contienen profusión de problemas basados en estos y otros conjuntos de polígonos de lados de colores, pentágonos y hexágonos incluidos. El libro explica también cómo modificar los lados de estas baldosas para obtener hermosas configuraciones periódicas, semejantes a los mosaicos de las mezquitas o los dibujos de teselaciones de pájaros y otros animales creados por M. C. Escher. Algunos notables descubrimientos recientes acerca de los embaldosados no periódicos (véase esta sección en el número de marzo de 1977) han resultado a consecuencia del trabajo de Hao Wang y otros sobre teselaciones no periódicas con los cuadrados de colores de MacMahon.

La mayor parte de los trabajos de MacMahon estuvieron centrados en el estudio de las funciones simétricas, funciones cuyo valor permanece inalterado al permutar entre sí dos cualesquiera de sus variables. Una función de este tipo es, por ejemplo, $abc + a^2 + b^2 + c^2$. (Al permutar a con c, pongamos por caso, resulta $cba + c^2 + b^2 + a^2$, que es evidentemente la misma función.) Es fácil comprender la forma en que los polígonos de colores de un conjunto completo de MacMahon están relacionados mediante una función simétrica. Por ejemplo, supongamos que se tenga un conjunto de 24 cuadrados que representan todas las formas de pintar los lados de un cuadrado de rojo, azul y verde. Permutando los colores entre sí en la forma que se quiera, por ejemplo, pintando de verde todos los lados rojos, de azul todos los verdes y de rojo todos los azules, acabamos teniendo exactamente el mismo conjunto de losetas que al principio. Es precisamente esta simetría frente a permutaciones la causa subyacente a las hermosas propiedades de tipo combinatorio del conjunto.

Evidentemente, los dominós de colores pueden generalizarse a tres o más dimensiones. Pintando de uno de n colores cada una de las n caras de un sólido regular, de forma que todas las caras sean de distinto color, ¿de cuántas maneras distintas (despreciando las rotaciones, pero teniendo en cuenta las simetrías respecto de un plano) puede pintarse el sólido con los n colores? La solución viene dada por la sencilla fórmula $C!/2A$ donde C representa el número de caras y A el de aristas.

De los cinco sólidos platónicos, solamente los cubos pueden "adoquinar" el espacio, por lo que es natural que MacMahon eligiese ensayar "cubos de colores" e investigar sus propiedades de teselación tridimensional. Un cubo tiene 6 caras y 12 aristas. Entrando con dichos valores en la fórmula se tiene $6!/24 = 30$. Así pues, solamente hay 30 modos de pintar un cubo de seis colores de forma que todos ellos entren en el cubo, estando cada cara completamente pintada de un solo color. El conjunto así obtenido se llama "conjunto de los 30 cubos de colores"; MacMahon fue el primero en estudiar sus propiedades. El conjunto fue presentado por él en una conferencia que pronunció

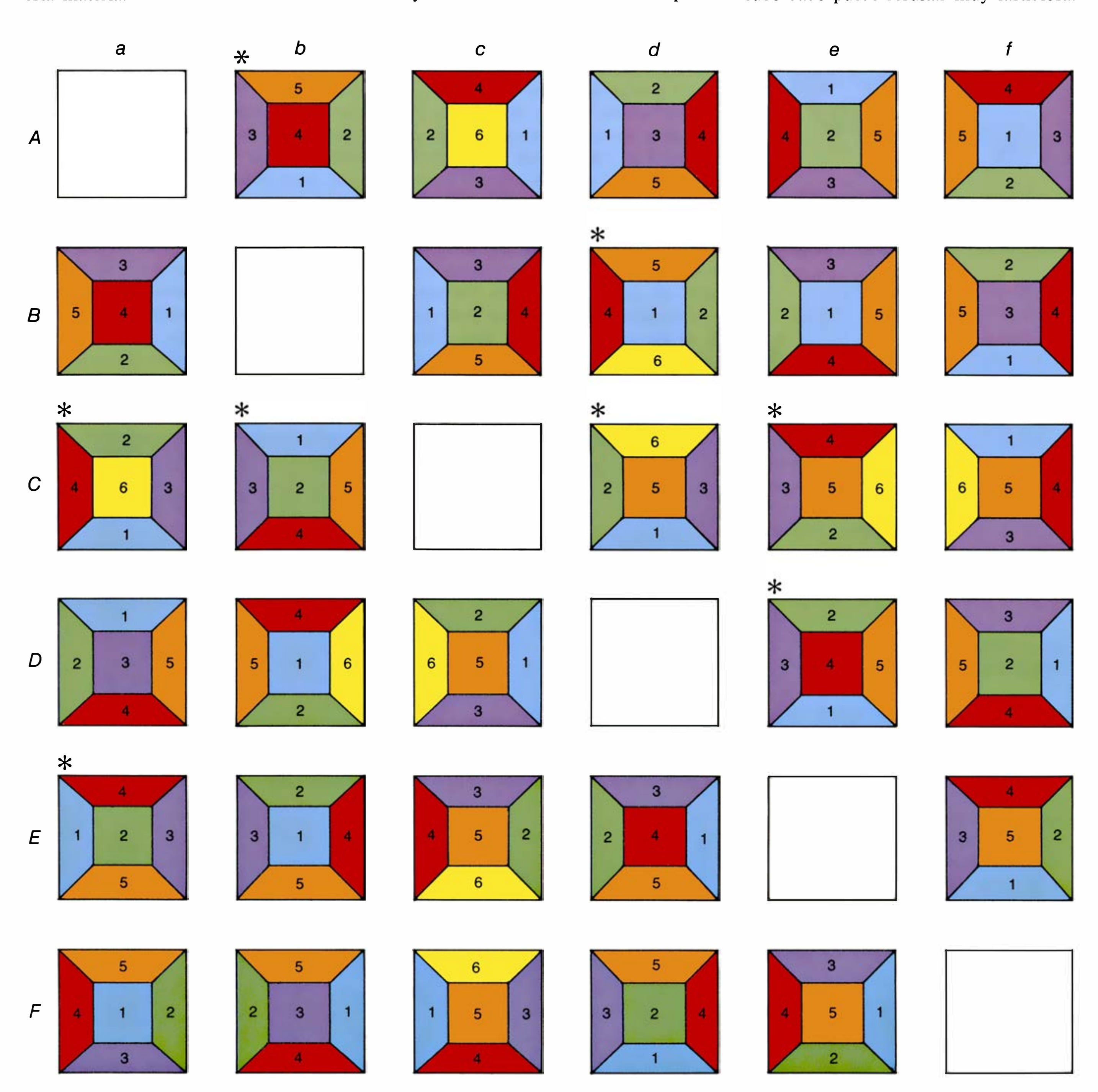
en 1893; más tarde, se refirió brevemente a ellos en *New Mathematical Pastimes*.

Desafortunadamente, no es posible comprar el juego de los 30 cubos de que hablamos (que yo sepa, no ha sido comercializado nunca), pero si el lector se toma la molestia de hacerse con 30 cubos de madera y pintarlos convenientemente (en lugar de pintar las caras puede ser oportuno pegar en ellas pequeños discos de papel o plástico de color) se tendrá un maravilloso juguete educativo. A los interesados en teoría combinatoria, la exploración de las propiedades de los 30 cubos pueden llevarles hasta fascinantes recovecos de esta materia.

La coloración de los 30 cubos se muestra en la ilustración de esta misma página. Los cubos se han dispuesto según una matriz de seis por seis, una de cuyas diagonales está vacía por razones que más adelante se expondrán. El cuadrado interior de cada figura de la matriz es la cara superior de un cubo. Cada cara de cada cubo está pintada de un color y marcada con un número correspondiente al color; la cara inferior recibe el color correspondiente al número que falta. Como es evidente, poco importa qué color corresponde a cada número.

Señalando las filas con letras mayúsculas y las columnas con minúsculas podemos identificar cada cubo mediante un par de letras, una mayúscula y una minúscula. Cada cubo tiene un compañero simétrico respecto de un plano, que llamaremos imagen especular suya, pues sería el cubo que se vería sosteniéndolo frente a un espejo. Es fácil localizar en la matriz el cubo simétrico de un cubo dado, pues ocupan en ella posiciones simétricas respecto de la diagonal vacía. Por tanto, la imagen especular del cubo *Ab* está en la posición *Ba;* el simétrico del *Ec* es el *Ce,* y así sucesivamente.

Desparramando los cubos sobre una mesa, la búsqueda del simétrico de un cubo dado puede resultar muy fastidiosa.



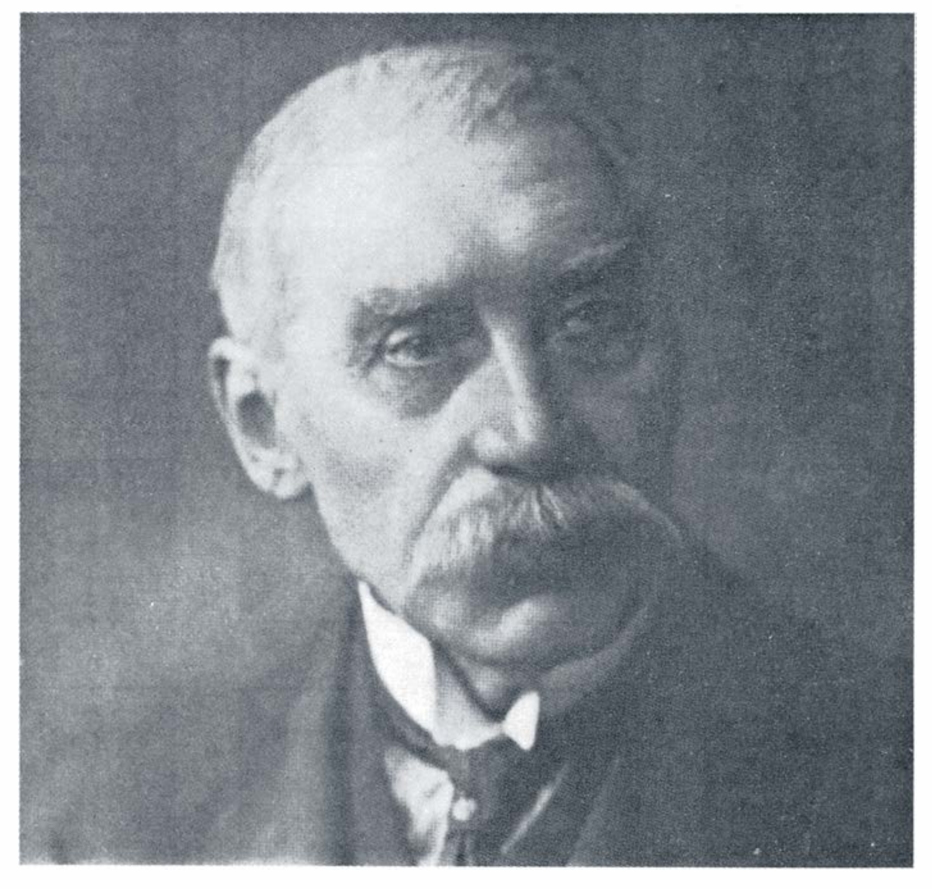
La matriz John Horton Conway para los 30 cubos de colores

He aquí un método para hallarlo rápidamente. Supongamos que el cubo X sea rojo en su cara superior, naranja en la inferior, amarillo en la frontal, verde en la posterior, azul a la izquierda y blanco en la derecha. Se desea encontrar su imagen especular. Se vuelven los otros 29 cubos, de forma que todos tengan la cara inferior de color naranja. Exactamente cinco de ellos tendrán entonces roja la cara superior. Se guardan estos cubos y se apartan los demás. Se hacen girar los cinco cubos de forma que todos presenten de frente su cara amarilla. Solamente uno de ellos tendrá verde su cara posterior, y será imagen especular de X. La razón de que funcione este procedimiento está en que los pares de colores de las caras opuestas del cubo imagen especular son los mismos que los del cubo dado.

Al trabajar en problemas con cubos de colores suelen resultar útiles otros criterios de eliminación parecidos. Para realizarlos más rápidamente suele convenir disponer en fila gran número de cubos; es fácil volver la fila completa comprimiéndola por los extremos. Por ejemplo, supongamos que se desea encontrar todos los cubos que tienen los colores rojo y azul en caras opuestas. Se vuelven los treinta cubos con la cara roja hacia arriba, y se los coloca en varias filas. Girando cada fila 180 grados alrededor de su eje longitudinal se obtendrán en seguida los seis cubos que tienen ahora la cara superior de color azul.

El enunciado del histórico rompecabezas de los 30 cubos es el siguiente: se elige un cubo cualquiera, que se llama prototipo; el problema consiste en hallar, entre los 29 restantes, ocho con los que se pueda construir un cubo de dos-por-dos-por-dos, idéntico al prototipo, pero a escala doble. Las caras del modelo así construido deben ser de un mismo color (cada cara estará compuesta de cuatro caras de cubos individuales) y corresponder, una por una, a la misma disposición de colores del prototipo. Además, el modelo a escala doble debe cumplir la que llamaremos "condición de dominó". Cada par de caras en contacto en el interior del modelo han de ser de color igual, es decir, una cara roja sólo puede tocar a otra cara roja; una verde, tocar otra verde, y así sucesivamente. Resulta que, para cada prototipo, existe solamente un conjunto de ocho cubos que satisfagan todos estos requisitos, pero estos cubos permiten siempre construir el modelo pedido de dos formas distintas.

Se dan más detalles sobre este problema y sobre otros que utilizan los 30 cubos en la última parte del capítulo de *New Mathematical Diversions* anteriormente mencionado, y también en las referencias de la bibliografía de este libro. El motivo de volver a discutir aquí este conjunto estriba



Percy Alexander MacMahon

en presentar una notable organización del conjunto, la matriz de seis por seis que se muestra en la ilustración de la página 151, así como algunos problemas inéditos que los utilizan.

La matriz ha sido descubierta por John Horton Conway, de la Universidad de Cambridge, quien asimismo ha propuesto la notación. La característica más sorprendente de esta matriz estriba en que proporciona inmediatamente todas las soluciones del histórico problema de duplicación del cubo, que acabamos de exponer. Supongamos que se toma como prototipo el cubo *Df*. Para hallar los ocho cubos que servirán para duplicarlo se empieza por localizar la imagen especular del prototipo, que es *Fd*. Los ocho cubos necesarios son los cuatro que ocupan la misma fila y los cuatro que ocupan la misma columna que *Fd*, excluido el propio *Fd*. La situación es simétrica. Los ocho cubos que duplican a *Fd* son los cuatro que ocupan la misma fila y los cuatro que ocupan la misma columna que *Df*, excluido *Df*. Este sencillo procedimiento vale para cada uno de los 30 cubos.

Apenas están comenzando a explorarse otras propiedades de la matriz de Conway; quizá los lectores descubran algunas nuevas. Solamente mencionaré aquí otra propiedad más: esta matriz proporciona también soluciones instantáneas de un nuevo y todavía más difícil rompecabezas propuesto por Conway, que consiste en hallar conjuntos de cinco cubos con la curiosa propiedad de que, al volverlos de suerte que todas sus caras inferiores sean de un mismo color dado, las cinco caras superiores presenten la serie de los otros cinco. Es decir, si se disponen los cubos de manera que sea roja la cara inferior de todos ellos, en sus caras superiores habrán de aparecer los otros cinco colores; si los mismos cinco cubos se giran, con todas sus caras inferiores de color azul, aparecerán de nuevo los otros cinco colores en la cara superior, y así sucesivamente; ello es así, cualquiera que sea el color que se elija para sus bases.

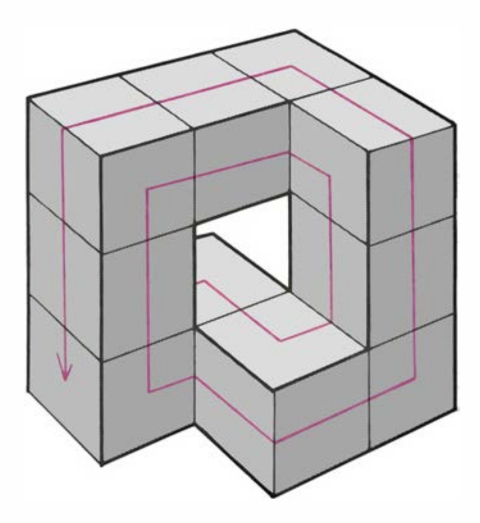
Cada una de las filas y cada una de las columnas de la matriz de Conway es un conjunto de cinco cubos que resuelve el problema anterior. Además, los únicos conjuntos restantes de cinco cubos que también solucionan el problema son los obtenidos tomando cualquiera de los 12 conjuntos dados por filas y columnas, y también los resultantes de sustituir uno o más de los cubos que forman este conjunto por su imagen especular.

Los cinco cubos de cualquier fila o columna formarán también un prisma de uno-por-uno-por cinco, con las siguientes propiedades: (1) una de las caras laterales del prisma es toda ella de un solo color, que puede ser uno cualquiera de los seis; (2) cada una de las otras tres caras restantes exhibe la totalidad de los demás cinco colores; (3) cada par de caras en contacto cumple la "condición de dominó", y (4) las caras extremas del prisma son del mismo color.

Como pone de manifiesto la ilustración de la página 151, los 30 cubos de la matriz de Conway pueden orientarse de forma que en todas sus partes cumpla la condición de dominó. No prestando atención a las orientaciones de los cubos individuales, su configuración es única en el siguiente sentido: No se hace distinción entre (1) los distintos colores que puedan asignárseles a los números, (2) las posibles transformaciones de la matriz mediante giros o simetrías, ni (3) las transformaciones consistentes en permutar entre sí cualquier par de columnas y, seguidamente, permutar entre sí el correspondiente par de filas, devolviendo así el hueco a la diagonal. Por ejemplo, la matriz resultante de permutar las columnas *b* y *f*, y después permutar las filas *B* y *F*, no se considera distinta de la matriz inicial. (Se puede utilizar esta transformación para situar cualquier cubo que se desee en una localización dada.)

Un antiguo rompecabezas con dados de cuatro colores fue comercializado en 1968 por Parker Brothers, con la denominación "Instant Insanity" (locura instantánea), constituyendo un gran éxito de ventas. Este juego se sale de nuestro tema, pues sus cubos no pertenecen al conjunto de los 30. (En cada cubo tiene que haber colores repetidos.) Sin embargo, seleccionando de entre los 30 ciertos subconjuntos, se pueden plantear problemas mucho más interesantes que los de "Instant Insanity". El propio MacMahon vendió un rompecabezas basado en ocho cubos a la sociedad londinense R. Journet, quien lo lanzó al mercado hacia la vuelta del siglo con el nombre de rompecabezas Mayblox. Sus ocho cubos eran simplemente uno de los 30 conjuntos, de ocho cada uno, capaces de duplicar un prototipo cumpliendo la condición de dominó. No obstante, a los compradores no se les decía cuál era el prototipo que debía duplicarse, y sin esta información el problema es más difícil.

Se pueden inventar rompecabezas mucho más difíciles prescindiendo de la condición de dominó e intentando construir modelos a escala de cierto prototipo. Uno de los mejores es el trabajo de un irlandés llamado Eric Cross. Los ocho cubos de este subconjunto son los marcados con un asterisco en la matriz de Conway. Constrúyase el lector la colección (o sepárela de su colección de 30) y vea de reproducir a escala doble alguno de los cubos restantes. Recuérdese que no es necesario respetar la condición de dominó. Se trata solamente de que el cubo grande reproduzca en sus



Solución al problema del mes pasado

caras los colores de uno de los 30 dados. Solamente es posible reproducir uno de los 30, aunque eso sí, de dos maneras.

He aquí otro rompecabezas que utiliza el mismo conjunto de ocho cubos: Formar un cubo mayor, de dos cubos de arista, que presente cuatro colores en cada una de sus caras, y esto de manera que cada uno de los seis colores aparezca exactamente cuatro veces en el exterior del cubo. Lo mismo que antes, no es preciso que en el interior se cumpla la condición de dominó. El mes que viene daré las dos soluciones del primer problema, y explicaré cómo pueden transformarse fácilmente en dos soluciones del segundo.

Uno de los placeres de jugar con los 30 dados es que pueden inventar nuevos problemas, afrontando el reto de, o bien hallarles solución, o bien demostrar que es imposible resolverlos. Por ejemplo, ¿es posible hallar un conjunto de seis dados que formen un prisma que dé uno por uno por seis, en el que cada una de sus caras laterales exhiba los seis colores, y esto de manera que cada par de caras en contacto tenga el mismo color, y que lo mismo ocurra con las dos caras extremas? El problema sí tiene solución. ¿Es posible dividir los 30 cubos en cinco conjuntos distintos de seis cada uno, cada uno de los cuales sea solución del problema anterior? En este caso ignoro la respuesta.

Formemos con ocho cubos una solución del problema clásico y unámoslo con su imagen especular, de forma que se toquen todas las caras del mismo color. Se obtiene así un "adoquín" de dos por dos por cuatro que tiene un color distinto en cada una de sus caras laterales, y los extremos del mismo color. Evidentemente, en todos los puntos del adoquín se cumple la condición de dominó. No es difícil imaginar un montón de problemas de esta índole para adoquines de otras dimensiones, pero no tengo noticia de que se hayan publicado resultados sobre esta cuestión.

En 1956, Paul B. Johnson demostró que prescindiendo de la condición de dominó hay 144.500 formas de construir un modelo de ocho cubos que duplique un prototipo no perteneciente a la colección de cubos. De este número, 67.260 maneras dan construcciones que utilizan conjuntos diferentes de ocho cubos. Johnson demostró también que cada conjunto de ocho cubos que reproduce un prototipo (no perteneciendo el prototipo al conjunto) lo hace de dos, cuatro, ocho o 16 maneras. Conway, trabajando con un sistema de grafos dirigidos, obtuvo independientemente de Johnson estos resultados, y demostró también que ningún conjunto de ocho cubos reproduce un prototipo de modo único, ni siquiera cuando el prototipo forme parte del conjunto. Si un conjunto permite reproducir un prototipo, lo hará de dos maneras cuando menos. En el caso de que un conjunto de ocho cubos permita reproducir de 16 maneras un prototipo no perteneciente al conjunto, Conway demostró que de tales construcciones dos cumplen la condición de dominó.

Conway ha obtenido otros muchos resultados sobre el conjunto de 30 cubos, que todavía no ha publicado. Entre ellos tiene particular interés un método rápido para determinar en su matriz un prototipo, si es que existe alguno, que pueda ser reproducido (sin cumplir la condición de dominó) por cualquier conjunto de ocho cubos dados. He aquí algunas cuestiones a investigar sobre modelos de este tipo, parte de las cuales han sido ya resueltas por Conway:

¿Es posible seleccionar, en el conjunto de 30 cubos, tres conjuntos disjuntos de ocho cubos cada uno, capaces los tres de duplicar un mismo prototipo?

¿Se puede seleccionar tres conjuntos disjuntos de ocho que permitan reproducir tres prototipos distintos?

¿Cuál es el máximo número de cubos distintos para el que existe un único subconjunto de ocho cubos que permite reproducir a doble escala cada cubo del conjunto problema?

El conjunto de 30 cubos del Mayor MacMahon, que era ya referencia clásica de matemáticas recreativas, contiene sin la menor duda un tesoro de sorpresas aún no descubiertas.

Ethan Bolker, de la Universidad de Massachusetts, y David Robbins, del Hamilton College, han descubierto una sorprendente aplicación de los números de Bell (tema de esta sección del pasado mes de julio) a la barajadura de naipes. Dado un mazo de n cartas, se define del modo siguiente una barajadura: La primera carta (situada en la parte superior del mazo) se coloca en cualquier posición dentro del mazo, de 1 a n. (Si la ponemos en lugar 1, evidentemente permanece donde ya está.) La carta que ahora se encuentre arriba se coloca en cualquier posición, de 1 a n. El procedimiento se repite n veces.

Para un mazo de n cartas hay n^n posibles barajaduras como la anterior. ¿Cuántas de ellas devuelven al mazo su ordenación primitiva? La respuesta resulta ser el n-ésimo número de Bell.

Cada barajadura puede describirse mediante una sucesión de números que da la posición en la que es situada cada carta. Por ejemplo, si en el tercer turno la carta superior va a parar al segundo lugar desde abajo en un mazo de 10, el tercer número de la sucesión será 9. Esta sucesión de números define unívocamente la barajadura.

Cuando n es igual a 1, la única barajadura posible, 1, es trivialmente una barajadura de Bell, es decir, una barajadura que devuelve al mazo su ordenación primitiva. Cuando $n = 2$, hay dos barajaduras de Bell: 11 y 22. Para $n = 3$ existen 3^3, o sea, 27 posibles barajaduras, entre las cuales hay cinco, (111, 122, 212, 221 y 333) que son barajaduras de Béll. Cuando n es 4 hay 15 barajaduras que respetan la ordenación de las cartas, y así sucesivamente. Al ir creciendo n se van generando los números de Bell.

Hay otros métodos de barajar que guardan con los números de Bell relaciones parecidas. Por ejemplo, la barajadura antes descrita puede modificarse de manera que en lugar de desplazarse en cada turno siempre la carta superior, ésta lo sea solamente en el primer movimiento. En el segundo movimiento es la segunda del nuevo mazo la que se desplaza, y así sucesivamente. Lo mismo que antes, el n-ésimo número de Bell cuenta el número de barajaduras que devuelven a las n cartas su ordenación original. Por ejemplo, las cuales hay cinco (111, 122, 212, 221 y 333) que son barajaduras de Bell.

Bolker y Robbins hallaron un ingenioso procedimiento de establecer una correspondencia biunívoca entre las barajaduras de Bell (de cualquiera de los tipos anteriores) y el conjunto de particiones de un conjunto, cuyo número está dado por los de Bell. Ambos tienen intención de escribir un artículo sobre estas barajaduras no aleatorias y otras relacionadas con los números de Bell.

El problema del mes pasado consistía en utilizar el mínimo número posible de cubos para construir un anillo prismático de una sola cara y una sola arista, no permitiéndose que la arista se tocara a sí misma. La única solución, con 10 cubos (no se cuentan las deducidas por giro o simetría), se muestra en la ilustración de la parte superior izquierda de esta misma página.

Taller y laboratorio

Los colores brillantes de una pompa de jabón encierran toda una lección sobre la interferencia ondulatoria

Jearl Walker

Aunque la mayoría ha visto los colores que se dan en una finísima película de agua jabonosa, y algunos hasta los han estudiado en la clase de ciencias, son pocos los que han caído en la cuenta de las curiosas peculiaridades que esos colores encierran. Observemos una película de jabón sostenida verticalmente mediante un aro de alambre e iluminada con luz blanca. Veremos bandas horizontales coloreadas desde la parte superior hasta la inferior. Si la película ha tenido tiempo para asentarse hacia abajo, la parte de arriba quizás aparezca obscura. Esta ausencia de luz reflejada en la parte superior se debe a la extrema finura que la película tiene allí. Tal obscuridad suele exponerse en las aulas como ejemplo demostrativo de las propiedades de interferencia de ondas que presenta la luz.

¿Qué colores aparecerán por debajo de esta zona obscura y ultrafina? Después de haber enseñado durante varios años interferencia ondulatoria (pero sin haber examinado nunca atentamente una película de agua jabonosa), pensaba que la primera banda de color justo debajo de la zona obscura debería ser azul y que, a continuación y suavemente, los colores irían variando según el espectro visible: azul, verde, amarillo y rojo. Esta progresión se produciría debido a que el espesor de la película iría aumentando de arriba abajo, en razón de la influencia de la gravedad; la interferencia ondulatoria de la luz daría una luz reflejada de una longitud de onda que iría incrementando proporcionalmente con el espesor. Es decir, que iría variando desde las longitudes de onda más cortas, que corresponden al azul, hasta las mayores, las rojas. Una vez que la secuencia concluye, comienza a repetirse periódicamente conforme la película se va haciendo más gruesa. Normalmente cuando la película es muy grande, las bandas de colores en la zona del fondo llegan a ser casi indistinguibles, haciendo que en dicha zona la película se torne blanca a nuestros ojos.

A pesar de que este argumento parece completamente lógico, es erróneo en varios aspectos. Debajo mismo de la zona obscura no hay una banda azul, sino una banda blanca relativamente ancha. Este color blanco es una gran sorpresa; además, bajo la zona blanca, lo que hay es una banda amarillo-roja (naranja), seguida de otra púrpura. Solamente después de esta última aparece por fin una banda azul apreciable.

Por otra parte, la secuencia de los colores no es siempre la misma hacia la parte inferior de la película de jabón. Los colores que aparecen dependen de la clase de fuente de luz blanca que se emplee. Concretamente dependen de la temperatura que tenga la superficie de la fuente luminosa. Por ejemplo, una lámpara de tungsteno que ilumine a través de un proyector de diapositivas puede provocar la aparición de sólo una banda visible de azul, mientras que la luz solar directa (la cual tiene su origen en una superficie más caliente) da dos bandas azules visibles.

Primero explicaremos, desde un punto de vista teórico, por qué aparecen los colores sobre una película de agua jabonosa y hablaremos después sobre los colores que realmente se producen en una película de dicho tipo. La disertación sobre los colores reales seguirá muy de cerca un trabajo inédito de Benjamin Bayman y Bruce G. Eaton, de la Universidad de Minnesota. Otro trabajo en la misma línea ha sido publicado por Hiroshi Kubota, de la Universidad de Tokio. Por último, describiremos varias formas de producir películas de jabón que me fueron dadas personalmente por Albie Weiss, profesor de artes y oficios en Cleveland.

Si se ilumina con luz blanca una fina película de agua jabonosa, ¿por qué aparecen colores en la luz reflejada? Consideremos un rayo de luz monocromática (al que llamaremos A) que incide casi perpendicularmente sobre una finísima película de agua jabonosa. Una parte de esta luz (a la que llamaremos rayo B) es reflejada por la superficie. El resto de la luz del rayo A se refracta en la película, atraviesa el espesor de la misma y choca contra la segunda superficie de la película. Parte de la luz que llega hasta esa segunda superficie se refleja en ella y vuelve a atravesar el espesor de la película, refractándose al salir de la misma. Llamaremos C a este rayo emergente. Los rayos B y C retornan al observador, que se encuentra situado en el mismo lado con respecto a la película de jabón que la fuente luminosa. Estos dos rayos determinan que se vea la película brillante u obscura en el color particular que tenía la luz incidente al principio sobre la misma.

El resto de la luz incidente se refracta finalmente fuera de la película, aunque una parte de ella se refleja siempre hacia la zona del interior. Parte de esta luz emerge por la cara posterior de la película, sin mayores consecuencias; y otra parte emerge hacia el observador, si bien estos rayos desempeñan un papel exiguo en lo que ve el observador.

El hecho de que la película aparezca obscura o brillante depende fundamentalmente de las fases relativas en que se encuentren las ondas representadas por los rayos B y C. Por ejemplo, si las ondas están en fase exactamente, interferirán totalmente y en forma constructiva, y producirán luz brillante. Si están en completo desfase, la interferencia será absolutamente destructiva, y producirán obscuridad. Un caso intermedio dará un brillo de un valor asimismo intermedio.

La diferencia de fase entre las ondas que retornan se mide en longitudes de onda o en grados (360 grados corresponden a una longitud de onda completa). Resulta una interferencia totalmente constructiva cuando la diferencia de fases es cero o un número entero de longitudes de onda (o un número par o cero por 180 grados). Una interferencia totalmente destructiva se obtiene cuando la diferencia de fases es un número impar de semilongitudes de onda (o un número impar por 180 grados).

Puesto que los rayos B y C proceden del mismo rayo A, ¿por qué dichos rayos no iban a estar en fase y, consecuentemente, por qué no iban a producir una luz brillante reflejándose en la película? Pues por dos razones. En primer lugar, porque cuando la luz se refleja en una superficie puede variar su fase debido a la misma reflexión. Si la reflexión se produce sobre un material que tiene un mayor índice de refracción que el del medio en el que el rayo realmente se encuentra, la luz sufre un desfase de media longitud de onda (180 grados). Si la reflexión ocurre sobre un material con un índice de refracción menor no se produce cambio en la fase. Por ejemplo, la reflexión del rayo incidente A en la superficie frontal de la película (para producir el rayo B) provoca un desfase de

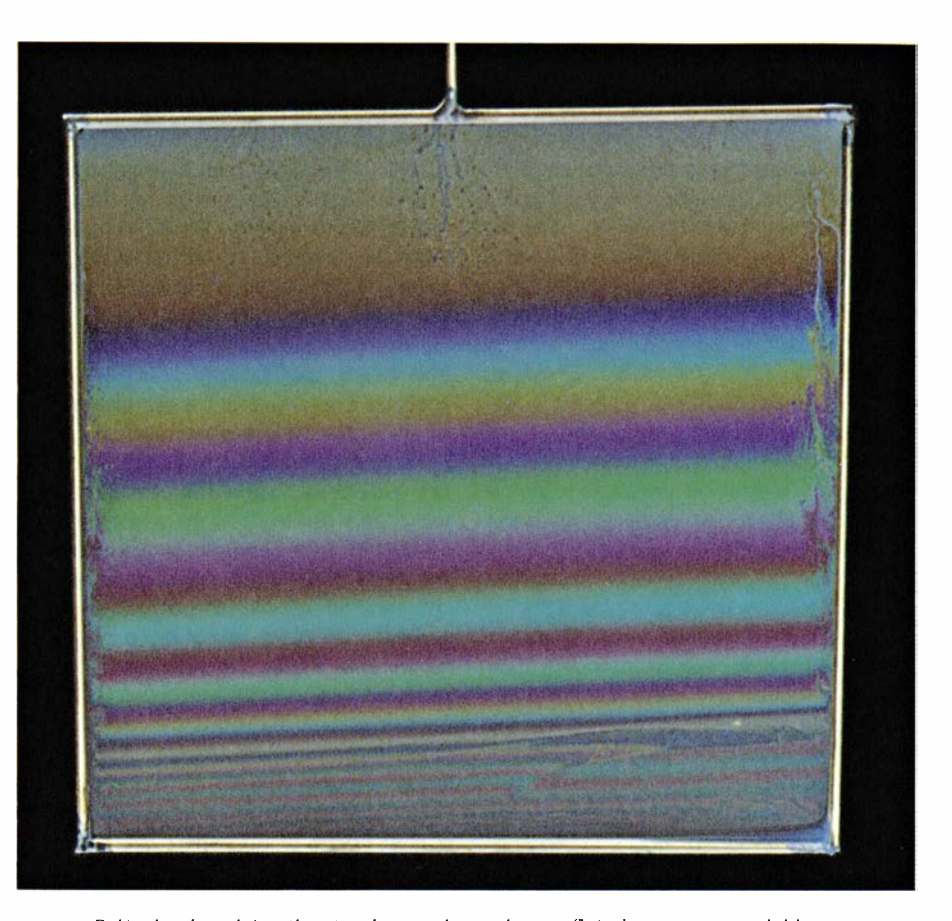
media longitud de onda, debido a que la película de agua jabonosa posee un índice de refracción mayor que el del aire; por lo mismo, pero aplicado en sentido inverso, la reflexión de *C* en la superficie posterior no provoca desfase alguno. Consecuentemente, las reflexiones en la superficie frontal y trasera originan una diferencia de fase de media longitud entre los dos rayos emergentes.

Se presenta una diferencia de fase adicional cuando el rayo *C* ha de atravesar por dos veces el espesor de la película y, por tanto, realiza un recorrido más largo que el *B*. Si *A* incide casi perpendicularmente sobre la superficie de la película, la nueva distancia a recorrer por el rayo *C* es aproximadamente el doble del espesor de dicha película. Supongamos que el espesor equivale a media longitud de onda. Cuando el rayo *C* cruce el espesor de la película por dos veces, emergerá después de haber recorrido una distancia igual a una longitud de onda completa, mientras que el rayo *B* sólo se reflejará en la superficie. (Para un cálculo minucioso, cuyo lugar no es éste, deberemos comparar el espesor de la película con la longitud de onda de la luz cuando está dentro de ella; dicha longitud de onda es la que tiene en el aire dividido por el índice de refracción de la película.)

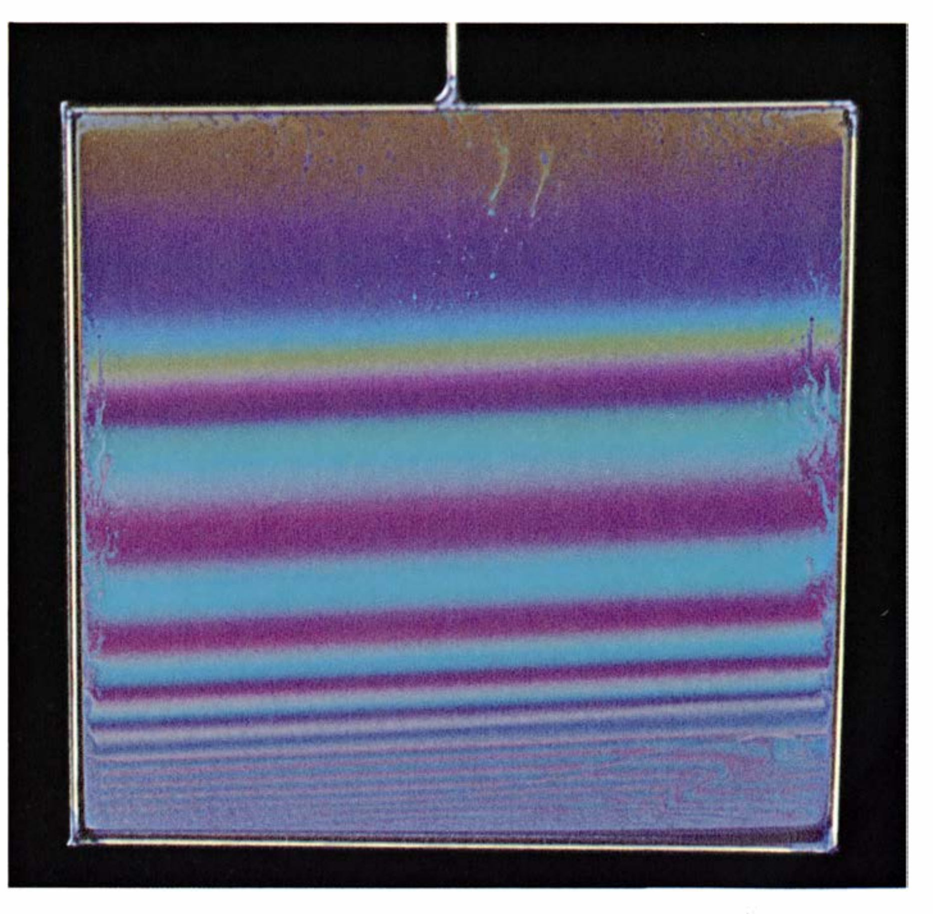
En suma, el rayo *B* sufre un desfase de media longitud de onda al reflejarse, mientras que el rayo *C* tiene un desfase cuyo valor depende del espesor de la película. El desfase del rayo *C* es del orden de una longitud de onda. Restando ambos desfases se obtiene el desfase existente entre los dos rayos al salir de la película. Si el espesor es tal que la diferencia de fases es un número impar de semilongitudes de onda, como en este ejemplo, los rayos se interferirán en forma destructiva, y la película se verá obscura. Si el espesor es tal que la diferencia de fase es cero o un número entero de longitudes de onda, los dos rayos emergentes estarán en fase y se sumarán para producir una luz brillante.

Para mayor simplificación hemos supuesto que el rayo *A* incide casi perpendicularmente en la película. El razonamiento anterior vale para cualquier ángulo de incidencia; lo único a modificar es que la nueva distancia a recorrer por el rayo *C*, al cruzar la película dos veces, sería mayor que dos veces el espesor de la misma.

Como hemos visto, cuando mantenemos una película de agua jabonosa encerrada en un aro de alambre, ella se va desplazando lentamente hacia la parte inferior, arrastrada por su propio peso; como consecuencia, el espesor incrementa de arriba abajo. Al iluminar con luz mo-



Película de jabón, iluminada por luz solar, reflejada en un papel blanco



Película de jabón, iluminada por luz de una lámpara de tungsteno, reflejada en un papel blanco

nocromática una película de agua jabonosa, se observa que en algunos sitios, a lo largo de la dimensión vertical de la película, el espesor parece ser justo el necesario para que los rayos reflejados se interfieran constructivamente, y se ven bandas horizontales brillantes del color de la luz empleada. Entre estas bandas brillantes, hay ciertos lugares donde el espesor es también el necesario para que se produzcan interferencias destructivas, y se ven entonces bandas horizontales obscuras. Entre las bandas brillantes y obscuras hay zonas de interferencia intermedia y, por tanto, de brillo también intermedio.

Esta argumentación básica tiene varios inconvenientes en los que uno no había caído hasta hace poco. Primero, ¿cómo puede darse una interferencia completamente destructiva entre los rayos *B* y *C*, si poseen distinta amplitud, pues el rayo *C* es menos intenso que el rayo *B*? Aun cuando se encuentren desfasados exactamente y la interferencia destructiva sea máxima, la anulación resultaría incompleta y aparecería alguna zona brillante.

La respuesta se halla en el resto de los rayos que salen en dirección al observador, una vez que han sufrido múltiples reflexiones dentro de la película. Hemos dicho que su papel no es importante por lo que respecta a lo que uno ve de la película, pero en esta ocasión nos son necesarios. Cuando la interferencia es destructiva todos los rayos extra están en fase con el rayo *C*, y todas sus amplitudes al sumarse a la del rayo *C* determinan que la amplitud resultante iguale a la del rayo *B*. Por tanto, los rayos extra, normalmente ignorados, pueden producir una banda obscura en la película.

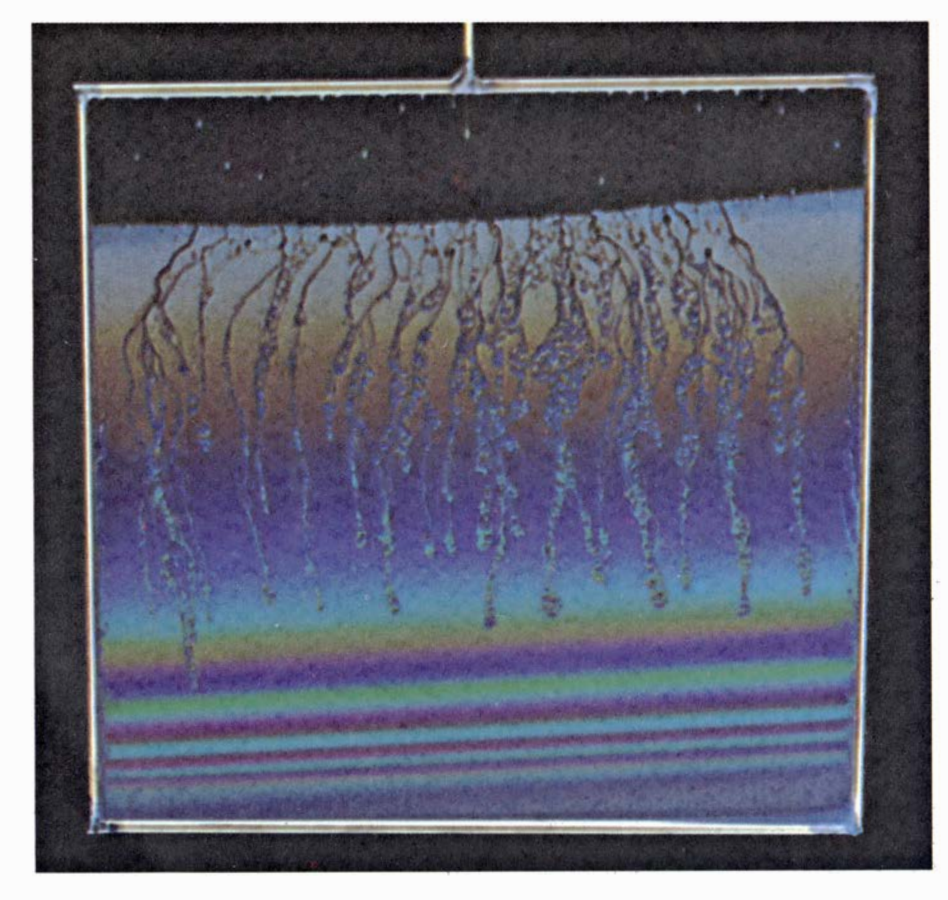
Otro problema es que, si la luz se origina en un lugar distante de la película, no aparecen conjuntos de bandas ni obscuras ni brillantes, en dicha película. Los rayos procedentes de una fuente luminosa, puntual y distante, llegan a la película paralelos unos a otros y con un solo ángulo de incidencia. En consecuencia, cuando retornan al observador, todos dejan la película con el mismo ángulo, el cual, de acuerdo con la ley básica de la reflexión, es igual al ángulo de incidencia. Dependiendo del espesor de la película, los rayos pueden interferirse unos con otros constructiva o destructivamente, pero todos en el mismo sentido y el observador verá una mancha brillante u obscura en el sitio donde la luz refleja hacia su ojo.

Con una fuente luminosa extensa, como el sol (que ocupa un ángulo de medio grado en el campo visual del observador), o con una lámpara cercana, los rayos luminosos inciden sobre la película en un rango de ángulos. Con la cabeza del observador interpuesta en una determinada zona puede interceptar algunos grupos de rayos *B* y *C*, en los cuales el rayo *C* sigue una trayectoria en la película que provoca una interferencia destructiva entre los dos rayos *B* y *C*, produciendo una banda obscura en la zona por donde los rayos emergen de la película de agua jabonosa. De la misma manera, el observador puede interceptar otro conjunto de rayos *B* y *C*, que den una interferencia constructiva; en consecuencia, en la zona por donde ellos salen, verá una banda brillante.

Un último inconveniente estriba en que los colores se pierden cuando la película se hace demasiado gruesa. La interferencia de colores se pierde no sólo cuando la película de agua jabonosa se hace más gruesa, sino también en otras películas típicas, como por ejemplo las de agua de lluvia en las aceras después de un chaparrón. Todos los argumentos anteriores sobre la interferencia ondulatoria siguen siendo válidos aun cuando la película sea varias veces más gruesa que la longitud de onda de la luz visible. Entonces, ¿por qué desaparecen los colores?

La respuesta es simple. Cuando el espectro visible atraviesa una película cuyo espesor es varias veces su longitud de onda, se ve sometido a una interferencia constructiva bastante completa. Cuando el observador ve la luz reflejada, en ella hay suficientes colores como para que dicho observador la vea como luz blanca. Conforme la película se va haciendo aún más gruesa, se desplazan los intervalos de longitud de onda correspondientes a la luz brillante, pero el observador sigue viendo blanca la composición de todos ellos.

Una curiosa característica de las películas verticales de agua jabonosa es la región obscura que se forma en la parte superior de la película y que lentamente se va extendiendo hacia abajo. Con un poco de suerte al asentarse hacia abajo, se puede conseguir que el espesor de la parte superior de la película sea mucho más pequeño que la longitud de onda de la luz. En esa zona, el rayo *C* sólo tiene que recorrer una breve distancia extra, casi despreciable, al atravesar la película; y así emerge de la película sin haber sufrido prácticamente ningún desfase. El rayo *B* sigue sufriendo un desfase de media longitud de onda por reflexión, pues este desfase no tiene nada que ver con el espesor. En consecuencia, en las zonas muy delgadas los rayos *B* y *C* emergen desfasados en aproximadamente media longitud de onda y, por tanto, su interferencia ha de ser destructiva. De ahí que una película muy delgada sea obscura.



Ausencia de luz reflejada en la parte alta de una película debido a que ésta es ultrafina en esa zona

Supongamos que se ilumine con luz blanca una película de agua jabonosa. El espesor necesario para que se dé una interferencia constructiva dependerá de la longitud de onda de la luz. Por tanto, los valores del espesor que dan origen a bandas brillantes diferirán ligeramente para cada color. Esta ligera diferencia es la que separa las bandas de diferentes colores en una película de agua jabonosa. Los colores deberán cambiar del azul al rojo (de las longitudes de onda pequeñas a las mayores) en dirección hacia abajo de la película conforme aumente el espesor. El hecho de que esta secuencia no se dé en las películas reales de agua jabonosa constituye un rasgo interesante del trabajo de Bayman y Eaton y de Kubota.

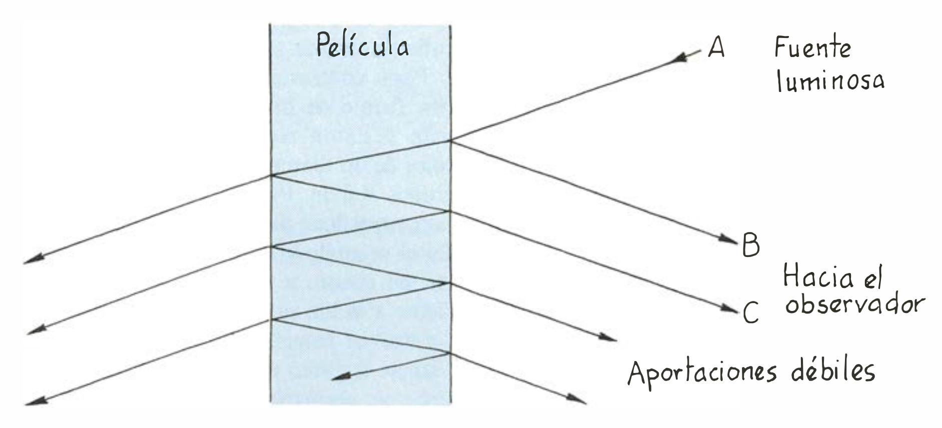
Para comprender los colores que observamos en una película de jabón hay que realizar una cuantificación cromática. Tal cuantificación es el sistema colorimétrico de la C. I. E. (Commission Internationale de l'Eclairage, que fue quien hizo el trabajo). Como resultado de dicho sistema las coordenadas de los colores obtenidas de varias maneras pueden plasmarse en un gráfico. Dos de dichos gráficos aparecen en las dos páginas siguientes. En ellos, los números décimales representan el sistema C. I. E. de coordenadas, los números asociados a los nombres de los colores indican las longitudes de onda de los colores, en nanómetros, y los números impresos en colores representan espesores de diversas películas de agua jabonosa, también en nanómetros.

El primer gráfico muestra los cálculos de Bayman y Eaton para los colores vistos en una película vertical de agua jabonosa iluminada con luz solar incidiendo sobre ella con un ángulo de 45 grados. El punto *a* corresponde a la parte superior, delgada, de la película en el lugar donde la luz reflejada empieza a ser perceptible. En una película de mayor espesor, el locus de las coordenadas cromáticas se mueve hacia fuera a partir del punto *a*. A lo largo de la curva resultante, la cual va dando vueltas por el interior del gráfico de cromaticidad, se puede ver los espesores de la película (en nanómetros).

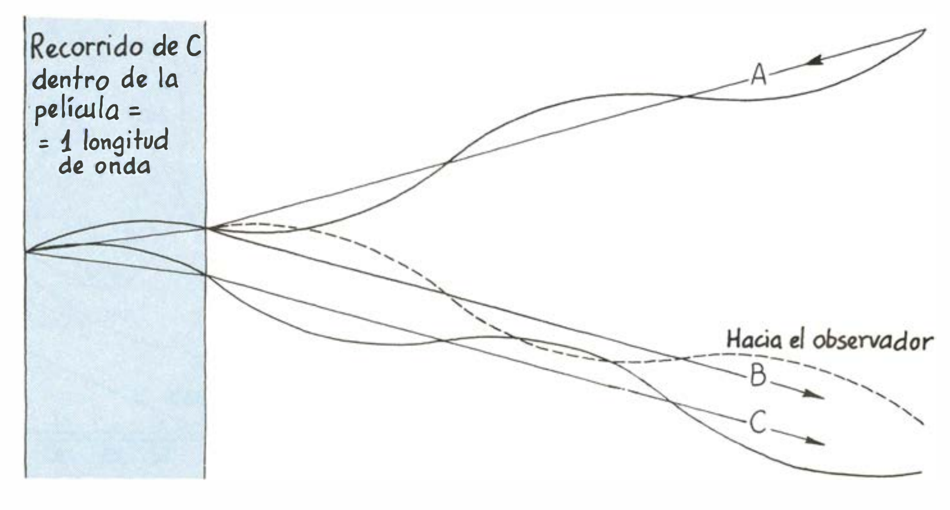
Aquí no se representa la parte superior ultrafina de una película de agua jabonosa en posición vertical porque los rayos reflejados por esa porción (a los cuales he llamado anteriormente rayos *B* y *C*) se anulan entre sí casi completamente debido a su interferencia destructiva. No hay modo de representar la obscuridad en el gráfico cromático. Con un espesor algo mayor, la película sigue pareciendo todavía obscura, pero tiene un tinte azul (porque la luz azul empieza a estar sujeta a una interferencia destructiva menos completa). Así pues, el primer punto representado en la curva con color, punto *a*, está desplazado del centro blanco del gráfico hacia el azul. La luz azul se halla sujeta a esta cancelación incompleta antes que los otros colores debido a que sus longitudes de onda son las más cortas del espectro visible. La cancelación incompleta empieza cuando la distancia extra que recorre el rayo que cruza la película dos veces (rayo *C*) se convierte, por lo menos, en una pequeña fracción de la longitud de onda de la luz. El rayo *C* comienza luego a estar ligeramente cambiado de fase, y no se encuentra exactamente desfasado con el rayo *B*. Este recorrido extra es aún bastante corto, pero constituye más una fracción de las longitudes de onda azules, más cortas, que de las longitudes de onda, más largas, del resto de los colores.

Si el espesor de la película sigue creciendo, entre 1/8 y 1/4 de una longitud de onda en el rango visible, todos los colores empiezan a estar sujetos a cierta interferencia constructiva. Por ello la curva de color se mueve a través del punto *b* en el centro blanco del gráfico. Cuando se examina una película vertical de agua jabonosa, esta región blanco es la primera banda fácilmente distinguible por debajo de la región obscura del extremo superior.

A medida que la película se va haciendo más gruesa, la curva de color se mueve hacia el punto *c* situado en la zona del amarillo-rojo (naranja), gira atravesando el punto *d* en una mezcla de azul y rojo (morado) y, por último, pasa a través del punto *e* en el primer azul puro de la película (algunos llaman al azul del extremo del espectro visible "violeta"). Después, la curva de color pasa casi por alto el verde, al moverse hacia el punto *f* cerca del centro blanco. En la película de agua jabonosa, el observador verá predominantemente amarilla la zona situada debajo de la primera banda azul. La curva gira después alrededor del centro blanco para dar bandas de color morado, azul (pero no tan puro como antes) y, por último, de un verde puro. Con una película de mayor espesor, el azul puro no vuelve a aparecer, pero se aprecia desviación más notable hacia el verde. Finalmente, la curva de color se dobla hacia abajo dentro del centro blanco, correspondiendo a un fondo



Caminos seguidos por un rayo de luz que incide en una película de agua jabonosa



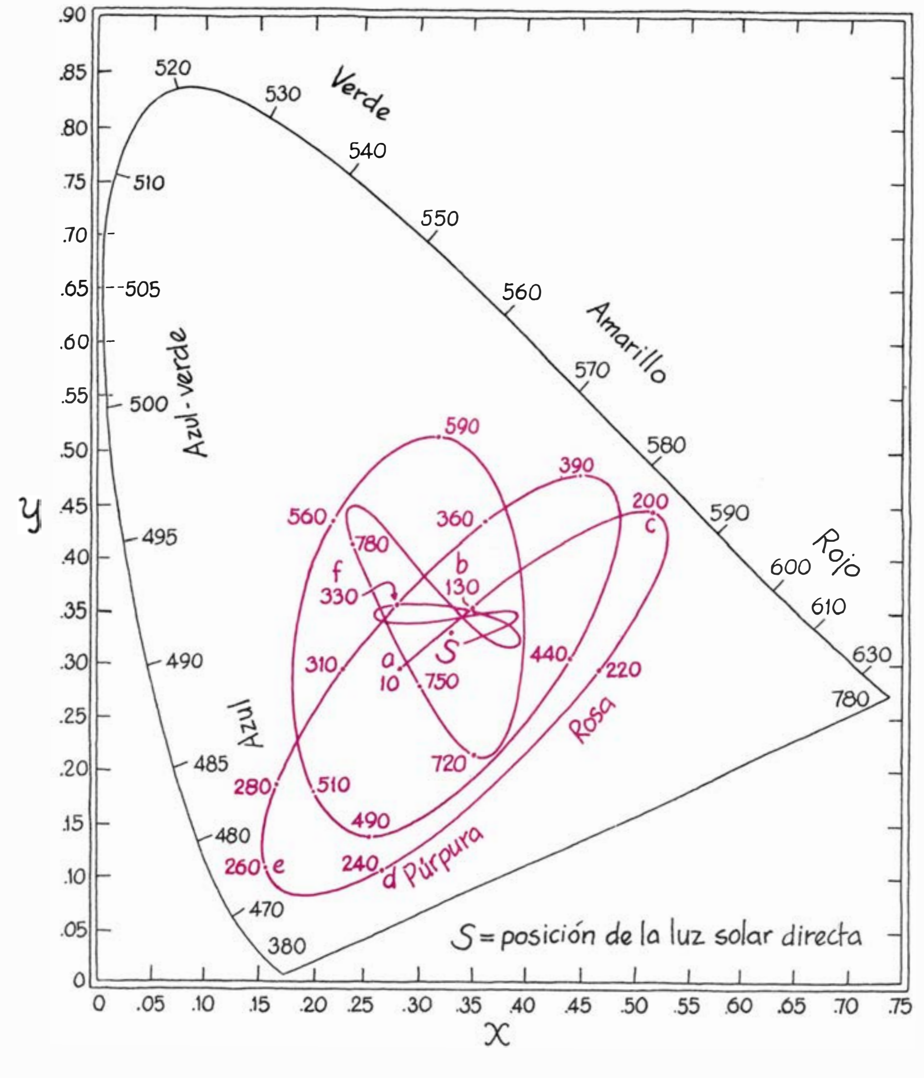
Ejemplo de interferencia destructiva

blanco en una película de agua jabonosa suficientemente grande.

Para contrastar estos resultados con una fuente de luz blanca más fría, Bayman y Eaton representaron la curva de color de un filamento de tungsteno a 3000 grados Kelvin. (Supusieron una temperatura superficial del sol de 5500 grados K.) En el segundo gráfico, el modelo es similar, en cuanto a su forma, al correspondiente a la luz solar, pero está desplazado del azul al amarillo y rojo. Como consecuencia el punto de arranque *a* no es azul, sino que permanece en el lado amarillo o rojo del blanco. Toda la curva muestra sólo una banda razonablemente pura de azul, junto con amarillos y rojos mucho más puros. El punto final está en el amarillo y rojo más que en el blanco. Este desplazamiento del esquema hacia el rojo es consecuente con la temperatura más baja de la superficie emisora porque con temperaturas inferiores la distribución de la radiación presenta un corrimiento hacia longitudes de onda más largas.

Bayman y Eaton sugirieron que las diferencias de color en las películas de agua jabonosa, iluminadas por diferentes fuentes de luz blanca, pueden hacerse más patentes cuando se proyectan las películas una junto a la otra en una pared para mejor comparar los colores. Bayman y Eaton estabilizaron sus películas de agua jabonosa en su alojamiento de cristal o de plástico lo suficientemente grande para que el cable pudiera sumergirse dentro de un recipiente de agua jabonosa situado en el fondo del alojamiento y, luego, orientarse verticalmente; emplearon una lente de gran diámetro con una longitud focal de unos 30 centímetros.

Quizá quiera el lector tratar de obtener una distribución de colores similar con otras fuentes de luz blanca de diferentes temperaturas superficiales y con otras soluciones de películas de agua jabonosa, como las que pasaré a describir. El cálculo de las curvas de color puede hacerse enojoso, pero ahora que ya dispone de dos modelos prototípicos juntos, las comparaciones entre un modelo prototípico y una película iluminada por una nueva fuente



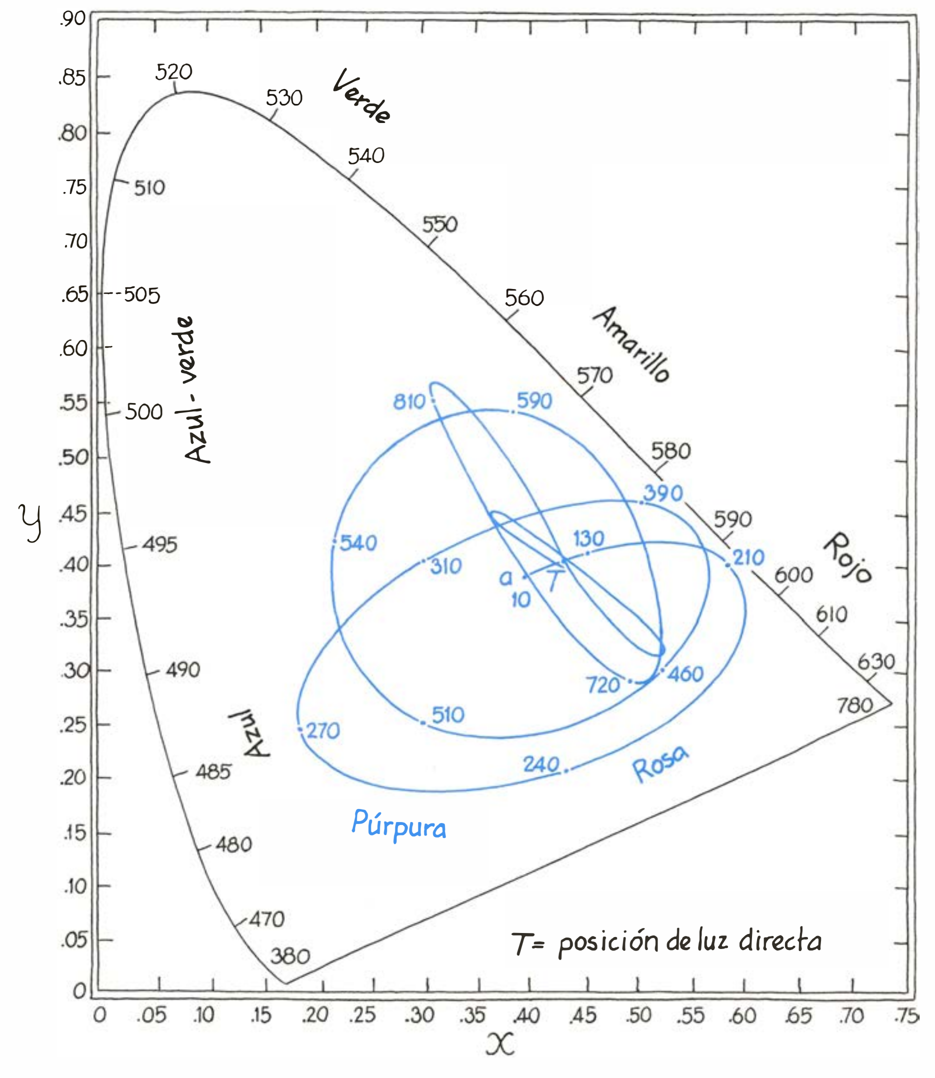
Representación de los colores de una película de agua jabonosa a la luz solar

de luz le ayudará a calibrar los colores de la nueva fuente.

De una u otra forma, los colores de las películas de agua jabonosa han sido estudiados por los científicos desde los tiempos de Newton, por lo menos; su trabajo sobre los colores de las películas jabonosas es especialmente interesante. En su *Optica* detalla cuidadosamente los colores que encontró en una película de agua jabonosa iluminada por luz solar. Allí se encontraban todas las sutiles características que he mencionado. Para Newton, la luz era de naturaleza corpuscular, no ondulatoria; de ahí que su trabajo constituya un ejemplo típico del uso de buenos datos de experimentación al servicio de una teoría equivocada. En su opinión, los colores resultaban de los diferentes grados de refracción de los distintos colores de la luz solar, como en su famosa demostración de la separación de los colores por un prisma de cristal. La demostración del prisma mostraba correctamente que la luz blanca se compone de todos los colores del espectro visible, siendo blanco el conjunto para el observador. Al parecer, Newton pensó que el espesor de la pompa de jabón separaba de alguna forma análoga los colores.

El modelo de Newton para la refracción nos resulta ahora un tanto extraño. Pensaba que las partículas de luz eran refractadas en un material como la película jabonosa porque este medio ejercía una fuerza en las partículas, aglutinándolas y reorientando después su dirección de movimiento. Creía que algunos colores se enviaban simultáneamente al observador, el cual interpretaría el color puro y su matiz de acuerdo con el color más intenso reflejado; pero su modelo no incluía la interferencia de las ondas. También advirtió las zonas negras e incluso el tinte azul pálido que rodea a las zonas más intensamente negras, pero interpretó esta ausencia de luz como la inexistencia de luz reflejada en esos puntos.

La causa del color de las películas de agua jabonosa se comprendió más tarde, cuando el modelo corpuscular de la luz de Newton perdió su valor entre el mundo científico. Sin embargo, pasarían aún bas-



Modelo cromático de una película de jabón a la luz de una lámpara de tungsteno

tantes años antes que se explicasen los pormenores de la región obscura. Si se examina una película vertical de agua jabonosa, se verá que la zona muy obscura no va aclarándose lentamente hasta que aparezca otra menos obscura con un tinte azulado, sino que se distingue nítidamente un límite entre ambas.

En 1939, Sir William Bragg explicó este límite basándose en la distribución molecular en la superficie de la película. A medida que una película de agua jabonosa se asienta y empieza a mostrar colores, muchas de las moléculas de hidrocarburos de cadena larga y finas del jabón se desplazan hacia la superficie de la película, colocándose cada molécula perpendicularmente a dicha superficie, con su parte rica en oxígeno hacia el centro de la película. Entre las dos superficies de estas moléculas de jabón orientadas hay otras moléculas de agua y de jabón, que no lo están. La película alcanza su delgadez máxima cuando se elimina la capa intermedia y las dos superficies de moléculas de jabón orientadas se acercan entre sí.

Una tal película extrafina, con un espesor de dos longitudes moleculares es muy obscura (por lo menos resulta difícil la percepción del azul). Bragg sugería que la transición de ultrafina al estado en que una capa jabonosa se extiende entre dos superficies no es gradual, principalmente porque a medida que la película se va haciendo más fina hasta convertirse en extrafina, durante su asentamiento, hay que presionar la capa intermedia de agua jabonosa para dejar sitio. Esta presión produce un abultamiento. Encima del abultamiento está la zona obscura ultrafina; debajo de éste se halla la película mucho más espesa (pero aún fina) mostrando el tono azul en la zona obscura.

Bragg llamó también la atención sobre una bonita demostración realizada por Sir James Dewar. Si se tiene acceso a un sistema de vacío, puede repetirse. Se deja una película vertical bajo una jarra en forma de campana mientras se evacúa el sistema; luego, se calienta la base de la jarra ligeramente de suerte que la parte baja del cable que sostiene la película se caliente también. El calor obliga a que parte del líquido suba por el cable hasta la región más alta de la película, donde el líquido forma gotas que se deslizan sobre la zona obscura. Cuando se iluminan las gotas, éstas parecen de plata sobre un fondo muy obscuro.

Aunque se puede comprar solución para formar burbujas en la mayoría de las tiendas de juguetes, no cuesta nada hacerla en casa. Sobre este asunto me ha informado Weiss, que da clases en una escuela superior de muchachos en Cleveland. La solución más simple es una mezcla de jabón corriente o detergente y agua limpia (la destilada es mejor). Para estabilizar las películas se puede añadir glicerina, de venta en droguerías y casas de suministros de productos químicos. Muchos detergentes llevan ya aditivos para estabilizar la espuma que forman al lavar. Si se mezcla el detergente (o jabón), agua y glicerina en una proporción de 1:3:3 aproximadamente, se podrá hacer una película que durará 45 minutos más o menos, protegiéndola de corrientes. Se pueden cambiar las proporciones para incrementar la duración de la película. La glicerina alarga la duración, pero también aumenta el tiempo de espera para conseguir una película vertical que se estabilice y muestre la zona obscura en la parte alta.

Weiss me enseñó recientemente una solución de trietanolamina y ácido oleico, con la que se podían hacer películas de larga vida y grandes burbujas. El mismo vende muestras de unos cien gramos de esta solución por 1,50 dólares. También proporciona, a cambio de otro dólar y medio, un protector y plataforma en donde formar burbujas y examinar los colores. Se le puede localizar en su casa: 24212 Elm Road, North Olmsted, Ohio 44070.

Los colores de las burbujas de Weiss son principalmente los rosas y los verdes, que se extienden en anchas bandas. El azul y el amarillo aparecen al soplar suavemente a través de una burbuja. Si movemos un trozo de algodón empapado de amoníaco cerca de una burbuja aparecen todos los colores del espectro en la proximidad del algodón, dando vueltas y construyendo figuras de corte psicodélico. El vapor del amoníaco altera la tensión superficial de la burbuja más próxima al algodón y la diferencia de tensión hace que la superficie circule (este es el efecto Marangoni que describí en agosto).

Weiss me mostró también una manera sencilla de formar una pompa de jabón sobre una plataforma. Se coloca una pequeña cantidad de fluido en la plataforma, mojando completamente la superficie. Se humedece luego un extremo de una pajita de las usadas para beber horchatas o granizados; el extremo mojado se mantendrá en el fluido de la plataforma y por el otro extremo se sopla con suavidad. Se va levantando poco a poco la pajita a medida que la burbuja crece, de suerte que se mantenga siempre el extremo inferior de la pajita dentro de la pared de la burbuja (la burbuja se romperá probablemente si toca la parte seca de la paja). He visto a Weiss hacer burbujas de casi 30 centímetros de diámetro.

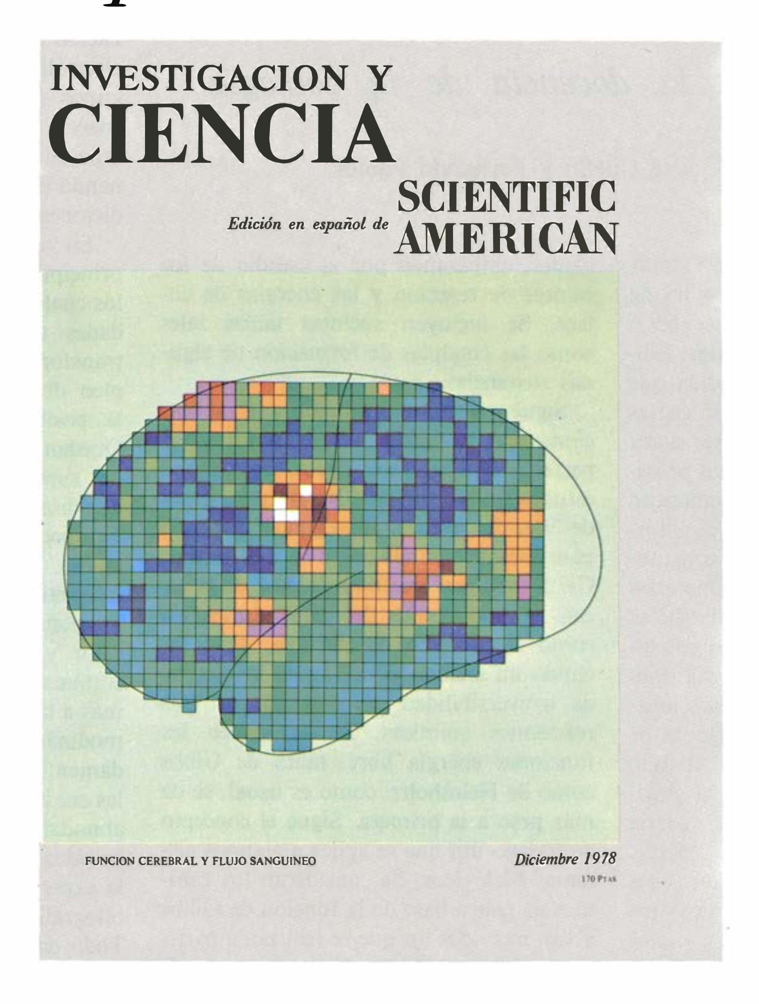
Paul A. Smith, del Coe College, describió en *The Physics Teacher* (febrero de 1967) cómo hacer películas de gelatina y jabón de larga vida. Se mezclan 60 mililitros de agua fría con una cucharada de gelatina pura y se calienta la mezcla hasta unos 90 grados centígrados en un recipiente. Una vez disuelta la gelatina, y hayan desaparecido las burbujas, se añaden nueve mililitros de glicerina y otros tres de detergente líquido, removiendo lentamente. Mientras se están haciendo burbujas o películas con dicha solución se debe mantener ésta caliente.

Si se echa menos glicerina, las películas son fuertes y secas. Smith aconsejaba dejar secar las burbujas durante unos minutos antes de montarlas (él las montaba sobre cartulina corriente) o dejarlas "rodar por el suelo". Las películas pueden durar varios días o incluso años con la protección adecuada.

Los colores de interferencia en una película de agua jabonosa dependen, en parte, de que lo que más arriba he denominado rayo *C* no sufre cambio de fase, en virtud de su reflejo en la superficie posterior de la película. Supongamos que la superficie posterior no conste de aire, sino de otro material con un índice de refracción superior al del agua jabonosa. Entonces el rayo *C* estaría sujeto a un cambio de fase de media longitud de onda, lo mismo que el rayo *B* lo estuvo con relación a la superficie anterior. A raíz del cambio de fase extra se produce una modificación en los requisitos para los distintos efectos de interferencia; se presentará una interferencia constructiva cuando la distancia extra recorrida por el rayo *C* sea igual a cero o a un número entero de longitudes de onda; se producirá una interferencia destructiva cuando la distancia extra posea una medida aproximada de media longitud de onda. ¿Cambiarán los colores de la película? ¿Aparecerá una zona obscura en la parte alta? Sería interesante averiguarlo, pero colocar una película fina en una superficie sólida requeriría bastante trabajo.

Se puede intentar la formación de una burbuja de gelatina o de jabón sobre un portaobjetos de microscopio, colocando éste inmediatamente debajo de una superficie y trasladando después la burbuja para que choque con el portaobjetos. El cristal debe tener un índice de refracción mayor que el de la solución de la burbuja (es probable que lo tengan la mayoría de los cristales). No hay que dejar encoger demasiado la burbuja, porque quedaría una película falseada en el cristal. He tenido bastante éxito tomando la burbuja con el objeto en el cual monto la película, pero dejaré los detalles de los colores para el aficionado que quiera descubrirlos. Como referencia valen los resultados teóricos que Kubota ha representado sobre gráficos de cromaticidad. Se han publicado en un folleto que aparece reseñado en la sección bibliográfica de este mismo número.

Seguiremos explorando los campos del conocimiento



FUNCIONAMIENTO DEL CEREBRO Y RIEGO SANGUINEO, por Niels A. Lassen, David H. Ingvar y Erik Skinhøj
Los cambios en la cantidad de riego sanguíneo en zonas de la corteza cerebral humana, que reflejan cambios en la actividad de dichas zonas, se pueden ver gráficamente con la ayuda de un isótopo radiactivo.

LA FORMACION DE MODELOS EN EL DESARROLLO BIOLOGICO, por Lewis Wolpert
En el embrión de muchos organismos, las células en proceso de diferenciación se organizan en el espacio enterándose primero de dónde están exactamente e interpretando luego esta información de acuerdo con sus programas genéticos.

UNA MIGRACION EN MASA DE AVES TERRESTRES SOBRE EL OCEANO, por Timothy C. Williams y Janet M. Williams
Cada otoño, millones de aves canoras y de pequeñas aves litorales abandonan la costa oriental de Norteamérica y parten hacia el Caribe y Sudamérica. Su difícil viaje se ha seguido con la ayuda del radar.

LOS DIBUJOS PREHISTORICOS EN EL SUELO DEL PERU, por William H. Isbell
Tienen tal aspecto de destinados a ser vistos desde el aire, que han dado pie a muchas especulaciones fantasiosas. La investigación arqueológica indica quién los hizo y quizá también por qué fueron hechos.

¿DESENCADENO UNA SUPERNOVA LA FORMACION DEL SISTEMA SOLAR? por David N. Schramm y Robert N. Clayton
Ciertos isótopos hallados en algunos meteoritos primitivos son quizá los restos de una enorme estrella que al parecer explotó cerca del sistema solar en formación aproximadamente un millón de años antes de que se formasen los meteoritos.

EL ULTIMO TEOREMA DE FERMAT, por Harold M. Edwards
Durante 300 años los matemáticos se han esforzado en vano para encontrar demostración a un teorema que Fermat afirmaba probar: Ninguna potencia n-enésima puede ser suma de otras dos potencias n-enésimas cuando n es mayor que 2.

LA PARTICULA UPSILON, por Leon M. Lederman
Su inesperado descubrimiento como la partícula más pesada ha impulsado a los físicos a introducir un quark más pesado.

TRANSMISION DIGITAL DE SEÑALES, por Pedro Pastor Lozano y Eduardo Lastra L. Arenosa
En un futuro más o menos lejano, de incierta cronología, pero de segura predicción, las redes de telecomunicación alcanzarán una naturaleza plenamente digital.



Libros

Termodinámica para químicos, Darwin hoy y un manual clásico en la docencia de la zoología

José María Vidal, José Cuello y Fernando Pablos

TERMODINAMICA QUIMICA. TEORIA Y METODOS BASICOS. Por Irving M. Klotz y Robert M. Rosenberg. Versión española de Daniel Escolar. Editorial AC, Madrid 1977. A medida que progresa el conocimiento humano en las diversas ramas de la ciencia se deja sentir la necesidad del apoyo de las ramas próximas. Esto motiva el que se establezcan disciplinas destinadas al trasvase de información de unas ramas a otras, constituyendo lo que podríamos llamar materias "para". Así, por ejemplo, Matemáticas para biólogos, etcétera. Los textos correspondientes, a pesar de su manifiesta utilidad, suelen adolecer de los defectos inherentes al hecho de pertenecer a zonas de tránsito entre cuestiones afines. Al cabo del tiempo tiende a estabilizarse la situación y se llega a constituir una materia nueva, desapareciendo el vocablo "para". Esta es la procedencia de títulos tales como el de Termodinámica Química, que es el que corresponde al libro que nos ocupa. Se trata de un texto ya consagrado, de introducción a la Termodinámica, destinado a los que se interesen por la Química. Por razones pedagógicas en el libro se sigue una exposición más bien clásica o fenomenológica de la materia. Los principios básicos de la Termodinámica son extraídos de la experiencia sin intentar una explicación de los mismos basada en razones moleculares. Esto ofrece la ventaja de que, de una manera natural, los razonamientos termodinámicos conducen directamente al establecimiento de relaciones entre las cantidades físico-químicas obtenidas experimentalmente. Tales relaciones, que jamás pueden ser desmentidas, son de gran utilidad práctica.

El libro empieza con una breve introducción en donde se dan los complementos matemáticos indispensables, así como se exponen de un modo muy práctico algunos procedimientos gráficos y numéricos que facilitan la resolución de los ejercicios que acompañan a los diversos capítulos de la obra. La formulación de los principios de la Termodinámica es de corte clásico y, aunque breve, está muy cuidada. Acto seguido vienen las aplicaciones, empezando por el estudio de los calores de reacción y las energías de enlace. Se incluyen sucintas tablas tales como las entalpías de formación de algunas sustancias.

Sigue un capítulo dedicado a las aplicaciones del primer principio, a los gases perfectos y a los gases reales, así como al estudio del efecto Joule-Kelvin para gases de Van der Waals. El segundo principio es expuesto tomando como base el ciclo de Carnot. Se dan los fundamentos de la escala termodinámica de temperaturas, así como el concepto de entropía, y va incluido un análisis detallado de las causas de irreversibilidad, en especial para las reacciones químicas. Se introducen las funciones energía libre, tanto de Gibbs como de Helmholtz; como es usual, se da más peso a la primera. Sigue el concepto de trabajo útil que se aplica a algunos sistemas biológicos. Se consideran los cambios de fase a base de la función de Gibbs y van incluidos los que se realizan a partir de estados metastables. Viene el estudio de las reacciones químicas y la relación entre la constante de equilibrio y la función de Gibbs. Luego, con fines didácticos, diversos métodos para calcular las variaciones de dicha función. El tercer principio es expuesto en la forma de Planck, mas para aclarar el comportamiento singular de sustancias tales como los vidrios sobreenfriados, va incluido un enunciado alternativo de dicho principio que se debe a Lewis y Randall. Después de establecer la inaccesibilidad del cero absoluto, se estudia el comportamiento de la materia a muy bajas temperaturas. Siguen ejemplos detallados para el cálculo de entropías incluyéndose una tabla de valores de las mismas para diversas sustancias. Se dan métodos, exactos unos y aproximados otros, para calcular energías libres a partir de datos térmicos. Se trata el comportamiento de los sistemas de composición variable introduciendo los potenciales químicos y demás propiedades molares parciales, aplicándose tales conceptos a las mezclas de gases y al cálculo de fugacidades. Es expuesta la regla de las fases incluyendo el equilibrio entre fases sometidas a presiones distintas. Sigue un capítulo dedicado al cálculo práctico de propiedades molares parciales. Viene el estudio de las disoluciones ideales y las diluidas de no electrólitos y sus coeficientes de actividad. Otro capítulo va encaminado a la determinación experimental de actividades de no electrólitos. Finalmente, se examinan algunos casos típicos de los cambios de energía libre en las soluciones reales, en especial de electrólitos débiles, determinando las constantes de equilibrio por mediciones de fem y de conductividad.

En resumen, en el libro se sientan los principios y los procedimientos mediante los cuales pueden determinarse las propiedades termodinámicas asociadas a una transformación dada y se enseña el empleo de tales propiedades para predecir la posibilidad de un cambio prefijado. Quedan al margen del libro las cuestiones de superficie, problemas de equilibrio de fases y cuestiones electroquímicas. Tampoco se estudia el influjo de las radiaciones, los fenómenos termoeléctricos o magnéticos ni los efectos de los campos gravitatorios. Las cuestiones del flujo de calor y las cuestiones que plantean las combustiones se considera que pertenecen más a la Ingeniería Química que a la Termodinámica Química. También deliberadamente se han dejado fuera de las obras las cuestiones estadísticas. En todo el libro abundan los ejercicios, la mayoría de ellos basados en datos numéricos extraídos de la experiencia química, con referencia bibliográfica de los lugares de procedencia. Todo da una gran vivacidad, pues acerca el lector a la realidad experimental y con ello los ejercicios pierden la aséptica frialdad académica. En diversas partes de la obra hay alusiones a las cuestiones biológicas y geológicas para las cuales también es importante el método termodinámico. Cada capítulo va acompañado de una selecta reseña bibliográfica específica y al final de la obra se da otra de carácter más general. La traducción es cuidada y aunque podrían ponerse algunos reparos acerca de la nomenclatura el hecho carece de trascendencia. (J. M. V.).

CHARLES DARWIN: AUTOBIOGRAFIA, Y CARTAS ESCOGIDAS. Selección de Francis Darwin, Alianza Editorial, Madrid, 1978. Se trata de la selección de textos autobiográficos y correspondencia de Ch. Darwin que preparara su hijo Francis, en 1892, a partir de una edición más amplia, *Life and Letters* de 1887. La autobiografía de Darwin, en la forma en que podemos conocer ahora, nos llega con un retraso considerable: 85 años, desde aquella primera edición de 1892. (La última edición completa es la de N. Barlow; New York, 1958.)

A pesar del importante retraso, su publicación en castellano constituye una agradable novedad que deberá merecer la atención de no pocos lectores, profesionales o no, interesados en conocer la génesis de las teorías evolucionistas de la selección natural y la lucha por la existencia, así como el talante humano de su principal artífice. Y ello además porque dentro del desértico panorama editorial español –con respecto a la historia de la biología– 1977 parece constituir un punto de aceleración en la aparición de traducciones y estudios locales sobre el tema; así, por ejemplo, después de esta fecha el lector puede disponer de obras tan varias y tan encomiables como: *El darwinismo en España*, introducción y selección de textos de D. Núñez, Castalia, Madrid; *El problema de la vida. Ensayo sobre los orígenes del pensamiento biológico*, de C. U. M. Smith, Alianza Universidad, Madrid; y *Lysenko. Historia real de una "ciencia proletaria"*, de D. Lecourt, Laia, Barcelona. Sería de desear que esta afluencia de documentos posibilite la reconversión de muchas posturas negligentes con respecto a la historia de la ciencia, extendidas entre los profesionales de las ciencias, que mantienen con respecto a la historia de sus disciplinas posturas tan simplistas y cortas de miras como la del extraordinario fisiólogo francés C. Bernard, quien, junto con su coetáneo L. Pasteur, tampoco supo ver la trascendencia de la obra de Darwin. Para C. Bernard "...la ciencia actual está, pues, necesariamente por encima de la del pasado: no existe ningún motivo para buscar en el conocimiento de los clásicos un aumento de los conocimientos modernos. Sus teorías, necesariamente falsas, ya que ellas no contemplan los hechos descubiertos posteriormente, no proporcionan ningún provecho a las ciencias actuales. Toda ciencia experimental no puede progresar más que avanzando y prosiguiendo su obra en el futuro". (*Introducció al estudi de la medècina experimental*, II, 2, 10, (1865).) Es, a todas luces, obvio que para las ciencias experimentales modernas no existe otra posibilidad de avance que la combinación de experimentación y formulación de hipótesis características del moderno método científico; pero planteadas de aquella forma las cosas esconden una cara oculta: la relación y dependencia entre el desarrollo de una ciencia y el de las demás, las existencias entre la ciencia y la estructura social; la naturaleza del conocimiento científico sujeto a las pautas físicas, psíquicas y sociales humanas, y cuyo desconocimiento suele llevar al científico a la creencia en la linearidad del progreso del conocimiento científico, al no ver los saltos, las rupturas y los condicionamientos que han marcado la historia de su ciencia. Y que explican, además, la paradójica figura de tantos científicos que, desposeídos de herramientas críticas con respecto a su ciencia, ofician de acólitos de ortodoxias de distinto signo. Aspectos que en sus distintas vertientes han explicado satisfactoriamente en sus obras J. D. Bernal, I. Lakatos, G. Bachelard, Th. Kuhn y P. Feyerabend entre otros.

Muchas de estas cuestiones se desvelan, con respecto a Darwin, con la lectura de su *Autobiografía*; la cual proporciona una clara información con respecto a su método de trabajo, su psicología (y su carácter hipocondríaco, que en opinión de algunos de sus estudiosos sería debido a la enfermedad de Chagas –transmitida por la picadura de *Triatoma megista*, hemíptero vector del *Tripanosoma cruzi*– que habría contraído durante el viaje del *Beagle*), y el ambiente social en que desarrolló su teoría. Charles Darwin aparece en la *autobiografía* como inmerso en el mundo de las ciencias naturales, pero preocupado alternativamente –es notoria su dedicación a la botánica, geología, zoología y biología general– por muy diversas cuestiones, constituyendo una figura muy distante de la del moderno especialista; sin embargo, su dedicación a la biología y geología le llegó a obsesionar tanto que, como él mismo reconoce en un cándido y sencillo pasaje, fue perdiendo poco a poco su sensibilidad por otras cuestiones: "...pero desde hace muchos años no tengo paciencia para leer una línea de poesía; poco tiempo atrás he intentado leer a Shakespeare y lo he encontrado tan intolerablemente pesado que me dio náuseas. También he perdido prácticamente mi afición por la pintura o la música. Por lo general, la música, en lugar de distraerme, me hace pensar demasiado activamente en aquello en lo que he estado trabajando...". "Por otra parte, durante años, las novelas, que son obras de la imaginación aunque de no muy alta categoría, han sido para mí un maravilloso descanso y placer, y a menudo bendigo a los novelistas. Me han leído en voz alta un número sorprendente de novelas, y me gustan todas si son medianamente buenas y no terminan mal –contra éstas debía promulgarse una ley–. Para mi gusto, una novela no es de primera categoría a menos que contenga una persona que lo conquiste a uno por completo, y si es una mujer guapa, mucho mejor."

"Esta curiosa y lamentable pérdida de los más elevados gustos estéticos es de lo más extraño, pues los libros de historia, biografías, viajes (independientemente de los datos científicos que puedan contener), y los ensayos sobre todo tipo de materias me siguen interesando igual que antes. Mi mente parece haberse convertido en una máquina que elabora leyes generales a partir de enormes cantidades de datos; pero lo que no puedo concebir es por qué esto ha ocasionado únicamente la atrofia de aquellas partes del cerebro de la que dependen las aficiones más elevadas, ...si tuviera que vivir de nuevo mi vida, me impondría la obligación de leer algo de poesía y escuchar algo de música, por lo menos una vez a la semana, pues tal vez de este modo se mantendría activa por el uso la parte de mi cerebro ahora atrofiada." (*Autobiografía*, págs. 101-102.)

Este pasaje constituye asimismo una muestra del estilo que impera en la *Autobiografía*, directo y sencillo, incluso en aquellos sencillos pasajes –los más numerosos– y correspondencia en los que domina el tema científico sobre los recuerdos personales. La *Autobiografía*, al contrario de las principales obras de Darwin, como *El origen de las especies* (1859), *El origen del hombre* (1871) y *De la variación de los animales y las plantas bajo los efectos de la domesticación* (1868), y las monografías, es justamente con el *Viaje de un naturalista* (publicado varias veces en castellano: la más reciente con el n.º 48 de Biblioteca General Salvat; Salvat editores-Alianza ed. 1972) de lectura apasionante, sencilla y nada árida.

En la *Autobiografía* queda de manifiesto el respeto y reconocimiento para con los clásicos que tuvo Darwin, lo cual no le impidió la suficiente libertad de espíritu para desembarazarse de los antiguos prejuicios y formular su teoría innovadora. Quizá sea la *Autobiografía* una de las obras en donde se pone más claramente de manifiesto la evolución del propio Darwin con respecto a los mecanismos propuestos sobre los que se apoya la teoría general de la evolución. Contrariamente a lo que es creencia bastante difundida, la diferencia entre Lamarck y Darwin no está en la asunción por parte del primero y no del segundo de la herencia de los caracteres adquiridos por el uso como mecanismos explicativo de la evolución; Darwin fue cada vez más ferviente partidario de la herencia de tales caracteres, y, ciertamente, en este punto erró, condicionado por el nulo desarrollo de la genética de su época (Mendel fue conocido mucho más tarde, a partir de los trabajos de Correns, De Vries, Tschermak, Morgan, etcétera.) En *De la variación*...(1868) propuso una teoría fantástica sobre el mecanismo de la herencia, la *pangénesis*, no muy lejana a la antigua teoría hipocrática, que con ligeros retoques tuvo más de 2000 años de vigencia. La pangénesis era en el fondo un esfuerzo de especulación para explicar la evolución a partir de los cambios adquiridos por el uso y la selección. La principal diferencia entre el transformismo lamarckiano y el evolucionismo de Darwin (una

más extensa comparación, en estos términos, puede encontrarse en la magnífica obra de F. Jacob: *La lógica de lo viviente*, publicada en castellano por Laia, Barcelona), es la introducción por Darwin del concepto de *contingencia* en la historia de los seres vivientes; que cambian debido a la presión de selección (la selección natural darwiniana que incluye la competencia intraespecífica, la competencia interespecífica, la selección sexual, el aislamiento geográfico, la deriva, etcétera), la cual actúa merced a las variaciones existentes entre los individuos de una misma población o especie. Y ello frente al transformismo siempre progresivo y lineal, como consecuencia de la interacción entre una bastante confusa fuerza interna de los seres vivos y el medio, propuesto por Lamarck. En lo que Darwin erró, igual que Lamarck, fue en el origen y mecanismo de mantenimiento de esta variación; origen y mentenimiento aclarados en la actualidad en sus puntos fundamentales y que han sido incorporados por la moderna teoría sintética de la evolución o neodarwinismo, que, aunque pueda ser especulativa en algunos de sus puntos, se mantiene firme por ser la única teoría existente que goza del apoyo de hechos y pruebas físicas y experimentales. Sucede, sin embargo, que el evolucionismo es una teoría científica que, por su trascendencia, tiene implicaciones que se extienden mucho más lejos del ámbito puramente biológico, hasta alcanzar el filosófico e ideológico. Razón por la cual el lamarckismo y el transformismo rebrotan intermitentemente, a veces de forma tan escandalosa como en el caso Lysenko, para dejar paso, so pretexto de teorías científicas, sin base experimental, a nuevas o viejas metafísicas. Recientemente ha aparecido la versión castellana de la obra de un prestigioso zoólogo francés, P. P. Grassé (*La evolución de lo viviente*, Blume, Madrid, 1977), transformista confeso, cuya obra, en la que se manejan abundantes datos y materiales, constituye un buen ejemplo de lo anterior; en dicha obra además, igual que en otras publicaciones anteriores del mismo autor, se enumeran los puntos más débiles de la teoría sintética; muchos de los cuales no pueden, por razones históricas, ser susceptibles de confirmación experimental. Esta enumeración, sin embargo, bastaría por sí sola para hacer interesante la lectura de la obra de P. P. Grassé.

Como es sabido la polémica en torno al darwinismo se inició ya con la publicación de *El origen...*, y Darwin mantuvo frente a ello una actitud expectante y atenta, aunque en raras ocasiones participara directamente. Otro de los alicientes de la lectura de la *Autobiografía* es poder seguir la impresión que dejaron en Darwin tales controversias y conocer los motivos que le indujeron a mantener su reserva. En España el darwinismo se introdujo a través de una pequeña minoría de hombres de ciencia renovadores, al amparo de la mayor libertad de expresión que propiciaron el sexenio revolucionario y la restauración; entre aquéllos se cuentan A. Machado –abuelo de los poetas– profesor de la Universidad de Sevilla, y R. García Alvarez, profesor del I.N.E.M. de Granada y cuyas lecciones ya fueron condenadas, en 1872, por el Sínodo granadino por "heréticas, injuriosas a Dios y a su providencia y sabiduría infinitas, depresivas de la dignidad humana y escandalosas para las conciencias". La polémica ideológica que suscitó el darwinismo en nuestro país alcanzó niveles de fuerte violencia; a este respecto es ilustrativa la lectura de las notas necrológicas que aparecieron en la prensa con motivo de la muerte de Darwin, y que han sido seleccionadas por D. Núñez en la obra antes citada. (En dicha obra se incluyen las dos notas siguientes, así como la condena sinodal mencionada anteriormente.) "El día 20 falleció en Londres, a la edad de setenta y un años, Carlos Darwin, principal autor del sistema transformista que lleva su nombre, y que tantos estragos está causando en las inteligencias educadas a la moderna" (Reseña, de D. Isern, publicada por *La Ilustración Católica*, del 27.IV.1882). "El día 20 del actual ha fallecido en Inglaterra, su patria, el profesor honorario de la Institución Carlos Roberto Darwin, uno de los naturalistas y fisiólogos más eminentes que han honrado con su talento a nuestro siglo, y a cuya imperecedera memoria pagamos aquí el homenaje de nuestra admiración y de nuestro respeto...Darwin era en filosofía natural el jefe y fundador de la escuela transformista, cuyo cuerpo de doctrina lleva su nombre *(darwinismo)*. En sus largos viajes habia tenido ocasión de observar las imperfecciones de que adolecían las antiguas clasificaciones zoológicas, todavía reinantes en su tiempo, y se propuso rectificarlas. De este trabajo surgieron las bases de una nueva doctrina biológica, que causó una profunda revolución en las ciencias naturales, y que hoy puede decirse llena el mundo...No es fácil augurar la suerte que cabrá en lo venidero a la doctrina de Darwin, ni es éste el momento oportuno para discutirlo; pero cualquiera que ella sea, y aun cuando un día llegue a ser convencida de error, esas monografías quedarán como modelo de observación seria y delicada, y la humanidad les habrá debido la exigencia de un nuevo y más racional sentido en el modo de concebir la vida del cosmos y sus seres" (nota necrológica aparecida en la primera página del *Boletín, n.º 125 de la Institución Libre de Enseñanza*, de 30.IV.1882).

Nada hay que objetar a la cuidada traducción de la *Autobiografía*, publicada por Alianza Ed., y debida a M. Teresa de la Torre y A. Cohen; a lo sumo la poca uniformidad en la transcripción de los nombres científicos, defecto del que ya adolece la versión inglesa. Es de lamentar, sin embargo, que las notas que se incluyen todas juntas al final de la obra no se hayan mantenido a pie de página, lo cual hubiese facilitado su consulta; asimismo se echa de menos el índice temático y nominal, presente en la edición de Dover Publ. Inc., que hubiera redondeado el acierto que supone la publicación en castellano de la obra. (J. C.)

ZOOLOGIA, por P. P. Grassé et alii. Editorial Toray-Masson S. A., Barcelona 1978. La obra intitulada *Zoología,* realizada bajo la dirección del profesor P. P. Grassé (cuyo prestigio en los medios científicos ahorra todo comentario en favor de la calidad de cuanto patrocina), consta de tres tomos, el primero dedicado a los Invertebrados, el segundo a los Vertebrados (anatomía comparada), y el tercero, a los Vertebrados (sistemática y biología).

La editorial Toray-Masson S. A. acaba de publicar la versión en castellano de los dos primeros tomos, aumentando de manera apreciable con ellos su prometedor fondo editorial en lo que respecta a las ciencias biológicas.

La aparición en el mercado de habla hispana de esta *Zoología* (confiamos en que pronto saldrá a la luz el tomo que la completa) invita a hacer un análisis, siquiera sea somero, de la misma, dada la indudable importancia que para millares de universitarios supondrá una aportación de esta clase, sea por su mero interés formativo, sea por la comodidad que supone tener textos fundamentales escritos en la lengua materna.

El tomo 1 de esta *Zoología* está dedicado por completo al estudio de los animales invertebrados. Es el propio profesor Grassé quien se ha encargado de redactar el comienzo del mismo, dando una idea general de la composición del mundo animal, preludio de la armonía de toda la obra. Luego dedica casi 100 páginas a un estudio generalizado de los Protozoos; interesa recalcar la oportunidad que tiene esta mención de los Protozoos para el estudiantado de ciencias biológicas, pues si bien es verdad que en diversos planes de estudio la asignatura de Microbiología los trata con mucho mayor profundidad, no en todas las universidades se imparte esta asignatura, o cuando está incluida en los planes de estudio, suele impartirse en cuarto o quinto curso, una vez dada la zoología general..., por lo que esta "introducción" al estudio de los animales unicelulares evita se produzcan en el estu-

diante "lagunas", o se generen dificultades en la comprensión global del mundo animal, o al menos ayuda a una concepción armónica del mismo.

Seguidamente, la profesora O. Tuzet, de la Universidad francesa de Montpellier, comienza el estudio de los animales Metazoos, dedicando unas cien páginas a los diblásticos; probablemente consciente de que los futuros lectores, en su inmensa mayoría, serán estudiantes de zoología general, la autora no ha considerado oportuno tratar a fondo el espinoso problema de si los Ctenóforos son verdaderos diblásticos o no, soslayando la cuestión.

Es de notar que esta actitud perdura a lo largo de toda la obra, comprobándose repetidamente en el tratamiento que se da a los pequeños y confusos grupos tratados como *incertae sedis.*

El estudio de los Metazoos claramente triblásticos lo aborda el profesor A. Poisson, Correspondiente del Instituto de Francia, dedicando casi cuarenta páginas a la descripción de los Acelomados, para seguidamente dedicar unas treinta a los Pseudocelomados. Comienza el estudio de los Eucelomados, consagrando cuarenta páginas a los Anélidos y 270 páginas al vastísimo tipo de los Artrópodos, donde destaca el equilibrio, difícil equilibrio, logrado en la mención de las diversas clases y algunas jerarquías taxonómicas inferiores. Completa su contribución con breves comentarios y descripciones de grupos menores o afines.

El estudio del importante tipo de los Moluscos corre de nuevo a cargo del profesor Grassé, a los que dedica más de ochenta páginas. Termina el contenido del tomo 1 la doctora Tuzet, quien a lo largo de 45 páginas describe y comenta el tipo de los Equinodermos; tras quizás una excesivamente breve alusión a los interesantes Pogonóforos, dedica quince páginas a los Estomocordados, tratando con bastante mayor extensión los Tunicados (unas treinta páginas), para ceder las últimas diez páginas a los Cefalocordados, que preludian el contenido de los otros dos tomos dedicados a los Vertebrados.

Cabe destacar que la parte maestra de la concepción de este estudio de los Invertebrados se basa en la coordinación de los textos, en la constante mención (en la medida permitida por la obligada limitación de la información) de los rasgos morfológicos sobresalientes, de las características fisiológicas singulares, más datos etológicos y ecológicos que ayudan a acentuar las diferencias o semejanzas que existen entre los diversos grupos. Para potenciar las bases que justifican la ordenación filogenética en que se sitúan, no faltan datos sobre el desarrollo, y cuando existen, también se hace hincapié en los registros fósiles conocidos.

Indudablemente, con los numerosos y cuidados rasgos que se dan en cada capítulo, el lector estudioso puede encontrar la justificación de la ordenación de los mismos, pues fácilmente va asimilando los trazos fundamentales de la estructura animal, adquiriendo una visión global armónica del conjunto de seres que se tratan.

El tomo 2 está dedicado por entero a una visión comparada del mundo de los animales vertebrados, con una coordinación total por parte de los profesores Ch. Devilliers y P. Clairambault, ambos de la Universidad de París.

Tras unas generalidades definitorias y aclaratorias sobre las pautas en que se basarán los relatos, dedican casi treinta páginas al estudio y descripción del tegumento y sus derivados. Como en todos los capítulos, y haciendo honor al título del tomo, la enumeración de las estructuras va seguida de continuas referencias comparativas, que, por una parte, ayudan a patentizar diferencias, pero que, globalmente, potencian la unidad del subtipo.

Lógicamente, el estudio del esqueleto merece especial atención de los autores, dedicando nada menos que 150 páginas. No podemos olvidar que la comprensión del mundo vertebrado se apoya fundamentalmente en lo paleontológico, y que la adaptación al medio es tan sumamente variada, que de continuo se pone de manifiesto la notoria plasticidad de las estructuras de estos seres.

A la descripción del sistema muscular le dedican unas veinticinco páginas, al nervioso más de cien, casi cuarenta al circulatorio, sesenta y cinco al digestivo, doce al respiratorio y las restantes sesenta páginas del tomo tratan de la cavidad general, del aparato excretor y del genital.

La descripción y estudio de las diversas estructuras de los componentes de este subtipo de Cordados pone de manifiesto la bondad del procedimiento, para lograr un conocimiento profundo de estos animales. Quizá también nos invite a preguntar el porqué no se ha intentado hacer otro tanto con el mundo de los Invertebrados..., o por lo menos, con los tipos más definidos de los mismos, con lo que los fines se hubiesen logrado de manera más completa. No obstante, ello no le quita valor al notable aporte que esta obra supone.

Cabe añadir que la aparición de tratados de esta índole es francamente positiva, siendo deseable abunden estas iniciativas en otras editoriales, para que con la competencia, se llenen lagunas, se expongan los criterios del mayor número de autores y escuelas, se puedan contrastar las opiniones, potenciándose con ello la formación del universitario en lo que debe serle más idóneo: su capacidad de discernir en función de la información que llegue a su alcance. (F. P.)

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes:

LA EVOLUCION

THE NATURE OF THE DARWINIAN REVOLUTION. Ernst Mayr en *Science,* vol. 176, n.º 4038, págs. 981-989; 2 de junio de 1972.

DARWIN AND NATURAL SELECTION. Ernst Mayr en *American Scientist,* vol. 65, n.º 3, págs. 321-327; mayo-junio, 1977.

MECANISMOS DE LA EVOLUCION

THE GENETIC BASIS OF EVOLUTIONARY CHANGE. Richard C. Lewontin. Columbia University Press, 1974.

DARWINIAN EVOLUTION IN THE GENEALOGY OF HAEMOGLOBIN. Morris Goodman, G. William Moore y Genji Matsuda en *Nature,* vol. 253, n.º 5493, págs. 603-608; 20 de febrero de 1975.

MOLECULAR EVOLUTION. Dirigido por Francisco J. Ayala. Sinauer Associates, Inc., 1976.

EVOLUTION. Theodosius Dobzhansky, Francisco J. Ayala, G. Ledyard Stebbins y James W. Valentine. W.H. Freeman and Company, 1977.

LA EVOLUCION QUIMICA Y EL ORIGEN DE LA VIDA

THE CHEMICAL ELEMENTS IN NATURE. Frank Henry Day. G. G. Harrap, 1963.

THE CHEMICAL ELEMENTS OF LIFE. Earl Frieden en *Scientific American,* vol. 227, n.º 1, págs. 52-60; julio, 1972.

CHEMISTRY, MATTER, AND THE UNIVERSE. Richard E. Dickerson e Irving Geis. W. A. Benjamin, Inc., 1976.

LA EVOLUCION DE LAS CELULAS PRIMITIVAS

THE BIOLOGY OF BLUE-GREEN ALGAE. Dirigido por N. G. Carr y B. A. Whitton. University of California Press, 1973.

PRECAMBRIAN PALEOBIOLOGY: PROBLEMS AND PERSPECTIVES. J. William Schopf en *Annual Review of Earth and Planetary Sciences: vol. 3,* dirigido por Fred A. Donath, Francis G. Stehli y George W. Wetherill. Annual Reviews Inc., 1975.

BIOSTRATIGRAPHIC USEFULNESS OF STROMATOLITIC PRECAMBRIAN MICROBIOTAS: A PRELIMINARY ANALYSIS. J. William Schopf en *Precambrian Research,* vol. 5, n.º 2, págs. 143-173; agosto, 1977.

LA EVOLUCION DE LAS PLANTAS Y LOS ANIMALES PLURICELULARES

PLATE TECTONICS AND THE HISTORY OF LIFE IN THE OCEANS. James W. Valentine y Eldridge M. Moores en *Scientific American,* vol. 230, n.º 4, págs. 80-89; abril, 1974.

THE EVOLVING CONTINENTS. Brian F. Windley. John Wiley & Sons, Inc., 1977.

PRINCIPLES OF PALEONTOLOGY. David M. Raup y Steven M. Stanley, W. H. Freeman and Company, 1978.

POLIMORFISMO CROMOSOMICO Y EVOLUCION

GENETICAL STRUCTURE OF POPULATIONS. Kenneth Mather. Chapman and Hall, 1973.

DISTANCES BETWEEN POPULATIONS OF DROSOPHILA SUBOBSCURA BASED ON CHROMOSOME ARRANGEMENT FREQUENCIES. A Prevosti, J. Ocaña y G. Alonso, en *Theoretical and Applied Genetics,* vol. 45 págs. 231-241, 1975.

LA EVOLUCION DE LOS SISTEMAS ECOLOGICOS

COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS. Robert H. Whittaker. The Macmillan Company, 1975.

ECOLOGY AND EVOLUTION OF COMMUNITIES. Dirigido por Martin L. Cody y Jared, M. Diamond. Harvard University Press, 1975.

THEORETICAL ECOLOGY: PRINCIPLES AND APLICATIONS. Dirigido por Robert M. May W. B. Saunders Company, 1976.

LA EVOLUCION DEL COMPORTAMIENTO

THE GENETICAL EVOLUTION OF SOCIAL BEHAVIOUR. W. D. Hamilton en *Journal of Theoretical Biology,* vol. 7, págs. 1-52; 1964.

THE SELFISH GENE. Richard Dawkins. Oxford University Press, 1976.

LA EVOLUCION DE LA ESPECIE HUMANA

EVOLUTION AT TWO LEVELS IN HUMANS AND CHIMPANZEES. Mary-Claire King y A.C. Wilson en *Science,* vol. 188, n.º 4184, págs. 107-116; 11 de abril de 1975.

HUMAN ORIGINS: LOUIS LEAKEY AND THE EAST AFRICAN EVIDENCE. Dirigido por Glynn Ll. Isaac y Elisabeth R. McCown. W. A. Benjamin, Inc., 1976.

MOLECULAR ANTHROPOLOGY: EVOLVING INFORMATION MOLECULES IN THE THE ASCENTS OF THE PRIMATES. Dirigido por Morris Goodman y Richard E. Tashian. Plenum Press, 1976.

ORIGINS. Richard Leakey y Roger Lewin. E. P. Dutton & Co., 1977.

HUMAN EVOLUTION: BIOSOCIAL PERSPECTIVES. Dirigido por Sherwood L. Washburn y Elizabeth R. McCown. Benjamin/Cummings Publishing Company, 1978.

LA ADAPTACION

EVOLUTION IN CHANCING ENVIRONMENTS: SOME THEORETICAL EXPLORATIONS Richard Levins. Princeton University Press, 1968.

ADAPTATION AND DIVERSITY: NATURAL HISTORY AND THE MATHEMATICS OF EVOLUTION. E. G Leigh, Jr. Freeman, Cooper and Company, 1971.

JUEGOS MATEMATICOS

THE MAYBLOX PROBLEM. Margaret. A. Farrel en *Journal of Recreational Mathematics,* vol. 2, n.º 1, págs. 51-56; enero, 1969.

"EIGHT BLOCKS TO MADNESS" –A LOGICAL SOLUTION, Steven J. Kahan en *Mathematics Magzine,* vol. 45, n.º 2, págs. 57-65; marzo, 1972.

MORE PROGRESS TO MADNESS VIA "EIGHT BLOCKS." Andrew Sobczyk en *Mathematics Magazine,* vol. 47, n.º 3, págs. 115-124; mayo, 1974.

TALLER Y LABORATORIO

INTERFERENCE COLOR. Hiroshi Kubota en *Progress in Optics: vol. 1,* dirigido por E. Wolf. North-Holland Publishing Company, 1961.

SOAP FILM INTERFERENCE PROJECTION. John A. Davis en *The Physics Teacher,* vol. 12, n.º 3, págs. 177-178; marzo 1974.